ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 77

3

МАРТ

„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин,
В. С. Ипатов, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл,
К. М. Сытник, С. С. Харкевич, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*),
A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*),
I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, V. S. Ipatov, N. I. Karayeva, S. S. Kharkevich,
L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, G. P. Yakovlev

Зав. редакцией *И. В. Румянцева.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректор *Г. А. Александрова*

Сдано в набор 19.12.91. Подписано к печати 20.04.92. Формат бумаги 70×100$^1/_{16}$.
Бумага офсетная № 1. Гарнитура таймс. Фотонабор. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.38.
Усл. кр.-отт. 11.78. Уч. изд. л. 13.79. Тираж 1624. Тип. зак. 1741. С 101.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», С.-Петербургское отделение
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-72-49.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

© Издательство «Наука».
Ботанический журнал, 1992 г.

ТОМ 77 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1992, № 3

УДК 581.4 : 581.33.2 : 582.572.2

© 1992

В. Н. Косенко

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ СЕМЕЙСТВА *LILIACEAE*

V. N. KOSENKO. POLLEN MORPHOLOGY AND SYSTEMATIC PROBLEMS OF THE *LILIACEAE* FAMILY

На основе анализа литературных данных приведена подробная палиноморфологическая характеристика всех родов сем. *Liliaceae*. В семействе выявлены 4 апертурных типа пыльцевых зерен: дистально-1-бороздный, дистально-латерально-3-бороздный, безапертурный и 1—3-поровый; несколько типов поверхности экзины: мелкобугорчатая, бугорчатая, неравнобугорчатая, мелкосетчатая, сетчатая, крупносетчатая, ямчато-складчатая, ямчато-бугорчатая, ямчато-струйчатая, мелкосетчато-струйчатая, сетчато-переплетенно-струйчатая. Роды *Lilium* и *Tulipa* являются гетерогенными по типу апертур пыльцевых зерен и структуре экзины. Роды *Gagea, Lloydia, Fritillaria, Nomocharis, Notholirion, Cardiocrinum, Erythronium* характеризуются одним апертурным типом пыльцы (дистально-1-бороздный). Наиболее важными видо- и родоспецифичными признаками являются рисунок поверхности экзины, строение борозд и бороздной мембраны. Пыльцевые зерна отдельных видов *Erythronium* и *Tulipa* имеют оперкулум на борозде, у других видов семейства оперкулум отсутствует. Подтверждена правомерность разделения семейства на 3 трибы и отмечены существующие по строению оболочки пыльцевых зерен связи между этими трибами. По-видимому, наиболее примитивными следует считать дистально-1-бороздные пыльцевые зерна с мелкобугорчатой (отдельные виды рода *Gagea*) или неравнобугорчатой (отдельные виды рода *Fritillaria*) экзиной, с мелкой бороздой и неровным или рваным ее краем. Наиболее продвинутыми являются 3-бороздные и безапертурные пыльцевые зерна с ямчато-струйчатой экзиной (отдельные виды рода *Tulipa*).

Сем. *Liliaceae* s. str. является хорошо обособленной таксономической группой (Dahlgren, Clifford, 1982; Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987). Это положение подтверждается кариологическими (Захарьева, Макушенко, 1969), серологическими (Чупов, Кутявина, 1980) и морфолого-биологическими (Баранова, 1986) исследованиями. Все роды, включаемые в сем. *Liliaceae* s. str., имеют одно основное число хромосом x = 12 (2n = 24), отличное как от хромосомных чисел, объединяемых с ними ранее родов сциллейных (*Scilloideae* или *Hyacinthaceae*), так и от хромосомных чисел остальных родов сем. *Liliaceae* s. l. Роды сем. *Liliaceae* s. str. в отличие от других луковичных растений сем. *Liliaceae* s. l. характеризуются полурозеточной структурой побега.

Согласно А. Л. Тахтаджяну (1987), в сем. *Liliaceae* насчитывается 10 родов и 470 видов, распространенных в умеренных и субтропических областях северного полушария. Особенно многочисленны виды этого семейства в Западной Азии, Гималаях и Восточной Азии. Семейство подразделяется на 3 трибы: *Lloydieae (Lloydia, Gagea), Lilieae (Lilium, Nomocharis, Notholirion, Cardiocrinum, Fritillaria, Rhinopetalum), Tulipeae (Tulipa, Erythronium).*

В сравнительно-палинологическом плане с привлечением современной электронной техники сем. *Liliaceae* не изучено. В литературе имеются данные о морфологии пыльцевых зерен отдельных видов семейства, полученные с помощью светового микроскопа при написании пыльцевых флор (Заклинская, 1950, 1953; Гладкова, Самойлович, 1954; Ikuse, 1956; Морфология..., 1960; Beug, 1963; Пермяков, 1968; Мячина и др., 1971; Huang, 1972; Shimakura, 1973; Nakamura J., 1980; Куприянова, 1983; Тарасевич, 1983; Рябкова, 1987). Попытки разграничения отдельных видов и родов семейства по палинологическим признакам также на основе данных световой микроскопии были предприняты рядом авторов (Куприянова, 1948; Романов, 1954; Nair, Sharma,1965; Radulescu, 1972—1973; Меликян, Авакян, 1975; Schulze, 1980). Опубликованы микрофотографии общего вида пыльцевых зерен или срезов через спородерму отдельных представителей семейства нередко без детального их описания (Larson et al., 1962; Leins, 1968; Заварян, 1974; Агабабян, Заварян, 1974; Архангельский, 1975; Мейер, 1975; Сурова, 1975; Meyer, Yaroshevskaya, 1976; Hesse, 1980; Dahlgren, Clifford, 1982; Mitroiu-Radulescu, Tarnavschi, 1984; Morucchio, 1987).

Достаточно подробно с применением сканирующего электронного микроскопа исследованы поверхность экзины и детали строения апертур кавказских видов рода *Rhinopetalum* (Меликян, Авакян, 1979), среднеазиатских видов родов *Gagea* и *Lloydia* (Косенко, Левичев, 1988), а наиболее полно по объему — роды *Tulipa* (Dahse, 1988; Данелия, Косенко, 1990; Косенко, 1990, 1991б) и *Fritillaria* (Косенко, 1991а). Морфология пыльцы родов *Nomocharis Lilium* (Liang, Zhang, 1984, 1985; Баранова, 1985) и *Erythronium* (Takahashi, 1987) изучена на световом и электронных (сканирующем и просвечивающем) микроскопах с анализом полученных результатов и использованием их для систематики и филогении.

Пыльцевые зерна отдельных видов рода *Lilium* по многим причинам являются удобным для исследования объектом палинологов, эмбриологов, цитохимиков, цитологов. Так, у вида *L. longiflorum* L. изучено строение оболочки зрелого пыльцевого зерна и в процессе ее развития выявлены и подробно описаны слои экт- и эндэкзины, структура 3-слойной интины (Heslop-Harrison, 1968а, b; Dickinson, 1971, 1976; Nakamura S., 1979; Nakamura, Miki-Hirosige, 1985). Существенный вклад в изучение процесса формирования оболочки пыльцевого зерна рода *Lilium*, в том числе ее наружных слоев (Pollenkitt), внесла С. А. Резникова (1986). Данные о развитии спородермы, об ультраструктуре эндэкзины и интины в зрелом пыльцевом зерне по другим родам семейства в литературе отсутствуют, что не дает возможности использовать эти палиноморфологические признаки при сравнительном анализе всего семейства.

В настоящей статье виды рода *Rhinopetalum* включены в объем рода *Fritillaria*, так как самостоятельность рода *Rhinopetalum* не признается современными зарубежными ботаниками (Rix, 1977, 1981; Turrill, Sealy, 1980; Rechinger, 1990).

На основе анализа всего имеющегося литературного материала по палиноморфологии сем. *Liliaceae* приводим подробную характеристику каждого рода.

1. Род *Gagea* Salisb.

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, крупные (у большинства видов) или среднего размера. Борозда длинная, чаще доходит до концов пыльцевого зерна или реже (у отдельных видов) заходит на проксимальную сторону, очень мелкая (непогруженная). Концы борозды закругленные или заостренные. Край борозды неровный, часто рваный(табл. I, *7*). Экзина 1.2—2.0 мкм толщ. Эктэкзина тектатная и семитектатная. Поверхность экзины мелкобугорчатая, мелкосетчатая с дробными многорядными или сетчатая с дробными одно- или многорядными стенками ячей. У большинства видов ячеи на поверхности пыльцевого зерна равномерно расположены, у видов с сетчатой экзиной наиболее крупные ячеи в центре латеральной поверхности, постепенно уменьшается их размер по направлению к борозде и концам пыльцевого зерна. Ячеи сетки размером 0.2—2.0 мкм, стенки ячей 1.0—2.0 мкм шир. Дно ячей сетчатой экзины бугорчатое. Мембрана борозды бугорчатая, бугорки до 2.0 мкм в диам. и располагаются на значительном расстоянии друг от друга, реже бугорки мельче и плотно прилегают друг к другу или сливаются между собой, образуя складки.

В роде около 70—130 видов, распространенных в умеренных областях Евразии и Северной Африки. По мнению И. Г. Левичева, «признаваемое число (даже самое большое) соответствует лишь половине истинного объема рода» (цит. по: Косенко, Левичев, 1988 : 985).

Палинологическая характеристика дана по результатам изучения 50[1] (37) видов (Кулиев, 1952; Гладкова, Самойлович, 1954; Ikuse, 1956; Beug, 1963; Nair, Sharma, 1965; Radulescu, 1972—1973; Schulze, 1980; Тарасевич, 1983; Рябкова, 1987; Косенко, Левичев, 1988).

Вариант системы рода *Gagea*, разработанный для видов территории Западного Тянь-Шаня (Левичев, 1990), лишь частично согласуется с палинологическими данными. Имеющиеся данные о строении спородермы видов рода *Gagea*, указывают на его однородность и естественность. В роде выявлен один тип апертур и различия между видами проявляются главным образом в деталях строения борозды и скульптуры экзины.

2. Род *Lloydia* Reichenb.

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, крупные. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, мелкая, широкая. Край борозды неровный, сходный по строению с краями борозд пыльцевых зерен видов *Gagea*. Экзина 2.0 мкм толщ. Эктэкзина тектатная, семитектатная. Поверхность экзины мелкосетчатая с дробными многорядными стенками ячей или крупносетчатая с дробными однорядными стенками ячей. Ячеи размером 0.4—4.0 мкм, стенки ячей 0.8—1.5 мкм шир. Дно ячей бугорчатое (в случае крупносетчатой экзины). Мембрана борозд бугорчатая.

Объем рода не установлен. Некоторые авторы (Hara, 1974; Мордак, 1982; Dahlgren et al., 1985) указывают до 20 видов, другие же (Greuter, 1970; Shue, 1980) рассматривают род *Lloydia* как монотипный, представленный одним видом *L. serotina* (L.) Reichenb. Большинство видов *Lloydia* произрастает в Восточной Азии, несколько видов — в Восточном Средиземноморье и в Северной Америке.

Палинологическая характеристика дана по результатам изучения 2 (2) видов (Заклинская, 1953; Ikuse, 1956; Beug, 1963; Nair, Sharma, 1965; Radulescu, 1972—1973; Nakamura J., 1980; Schulze, 1980; Тарасевич, 1983; Рябкова, 1987; Косенко, Левичев, 1988).

Изученные виды *L. serotina* и *L. tibetica* Baker ex. Oliver. обладают одним апертурным типом пыльцевых зерен и значительно различаются между собой по рисунку поверхности экзины. Вид *L. serotina* по набору палиноморфологических признаков близок к видам рода *Gagea*, имеющим пыльцевые зерна с мелкосетчатой экзиной и дробными многорядными стенками ячей (табл. II, *3*). Вид *L. tibetica* отличается от *L. serotina* и видов *Gagea* наличием крупносетчатой экзины (больший размер ячей и шире их стенки). Пыльцевые зерна *L. tibetica* проявляют определенное сходство по строению стенки ячей с отдельными видами рода *Lilium*.

3. Род *Fritillaria* L.

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, как правило, одиночные, только у вида *F. eduardii* Regel в тетрадах или диадах, крупные (у большинства видов) или среднего размера, в очертании с полюса продолговато- или широкоэллиптические. Борозда длинная, как правило, доходит до концов пыльцевого зерна или очень редко (*F. raddeana* Regel) заходит на проксимальную сторону, широкая, достаточно глубокая. Экзина 1.5—2.0 мкм толщ. Эктэкзина тектатная, семитектатная. Поверхность экзины мелкосетчатая, сетчатая и крупносетчатая со сплошными и дробными стенками ячей, ямчато-складчатая, неравнобугорчатая. Ячеи на поверхности пыльцевого зерна располагаются двояко — равномерно и неравномерно. В случае сетчатой и крупносетчатой поверхности ячеи двух типов — крупные, размером 0.8—2.0 либо 1.0—4.5 мкм, а между ними или на стенках этих ячей — более мелкие, размером 0.1—0.5 или 0.8—1.0 мкм (табл. II, *6*). Стенки ячей сплошные, извилистые, 0.4—0.5 мкм шир. у видов с сетчатой и 0.8—1.0 мкм шир. у большинства видов с крупносетчатой экзинами. У отдельных видов, имеющих крупносетчатую и сетчатую экзины, стенки ячей дробные, многорядные (*F. eduardii, F. raddeana* — табл. II, *4*). Стенки ячей мелкосетчатой экзины сплошные (*F. caucasica* Adam) или дробные и извилистые (*F. karelinii* (Fisch.) Regel, *F. bucharica* Regel). Край борозды ровный, волнистый или реже рваный. Мембрана борозды бугорчатая или складчато-крупнобугорчатая (табл. I, *3*).

---

[1] Здесь и далее для остальных родов указано общее число изученных видов, а в скобках — число видов, исследованных с помощью сканирующего электронного микроскопа.

В роде около 100 видов (Turrill, Sealy, 1980). Бо́льшая часть видов произрастает в Западной Азии.

Палинологическая характеристика дана по результатам изучения 50 (32) видов (Куприянова, 1948; Заклинская, 1950; Романов, 1954; Ikuse, 1956; Морфология ..., 1960; Nair, Sharma, 1965; Radulescu, 1972—1973; Shimakura, 1973; Мейер, 1975; Меликян, Авакян, 1975, 1979; Schulze, 1980; Тарасевич, 1983; Рябкова, 1987; Косенко, 1991а).

Морфология пыльцы не подтверждает высказанную точку зрения о самостоятельности родов *Rhinopetalum* Fisch. ex Alexand., *Petilium* Ludw., *Korolkowia* Regel (Лозина-Лозинская, 1935; Введенский, 1963; Пазий, 1971) и согласуется с мнением авторов о широком понимании рода *Fritillaria* и разделении его на подроды (Baker, 1874; Rix, 1977, 1981; Rechinger, 1990).

Палинологической характеристикой рода *Fritillaria* является отсутствие оперкулума на борозде и в случае сетчатой и крупносетчатой экзины наличие двух по размеру типов ячей при сплошном строении их стенок.

Видоспецифичными признаками в роде *Fritillaria* следует считать форму и размер пыльцевых зерен, толщину экзины и рисунок ее поверхности, длину борозды, расположение ячей на поверхности.

Основными признаками, позволяющими разграничивать подроды, являются поверхность экзины, строение бороздной мембраны и сочетание этих признаков.

Пыльцевые зерна видов типового подрода *Fritillaria* имеют в большинстве своем сетчатую экзину со сплошными стенками ячей и бугорчатой бороздной мембраной. Особенностью пыльцевых зерен подрода *Rhinopetalum* (Fisch.) Baker является складчато-крупнобугорчатая поверхность бороздной мембраны (табл. I, *8*). Вопрос об объеме подрода *Rhinopetalum* в настоящее время остается дискуссионным. Подвергается сомнению видовой статус *F. stenanthera* Regel, *F. gibbosa* Boiss. (Turrill, Sealy, 1980). Палинологические данные указывают на достаточные различия между 5 видами *Rhinopetalum*, принятыми А. С. Лозиной-Лозинской (1935) (*R. arianum* A. Los. et Vved., *R. stenantherum* Regel, *R. gibbosum* (Boiss.) A. Los. et Vved., *R. bucharicum* Regel, *R. karelinii* Fisch.). Наиболее сходны по строению спородермы виды *F. bucharica* и *F. karelinii*, имеющие мелкосетчатую экзину с дробными стенками ячей. Пыльцевые зерна *F. stenanthera* имеют более крупные ячеи на поверхности (сетчатая экзина) со сплошными стенками ячей. Пыльцевые зерна *F. gibbosa* отличаются от пыльцевых зерен остальных видов подрода *Rhinopetalum* неравнобугорчатой экзиной.

Малочисленным и, пожалуй, наиболее гетерогенным по морфологии пыльцы является подрод *Petilium* (Ludw.) Baker, виды которого значительно различаются между собой по строению спородермы. Виды *F. eduardii* и *F. raddeana* имеют пыльцевые зерна с крупносетчатой и сетчатой экзиной и дробными стенками ячей, но при этом пыльцевые зерна *F. eduardii* в тетрадах и борозда у пыльцевых зерен этого вида по длине почти равны большому экваториальному диаметру.

У вида *F. raddeana* пыльцевые зерна одиночные, борозда значительно длиннее, заходит своими концами на проксимальную сторону. Морфология пыльцы не дает основания согласиться с мнением W. Turrill и J. Sealy (1980) об идентичности *F. eduardii* и *F. imperialis* var. *inodora.* Виды *F. eduardii* и *F. imperialis* L. очень существенно различаются между собой по набору палиноморфологических признаков и в первую очередь по рисунку поверхности экзины. Поверхность экзины пыльцы *F. imperialis* ямчато-складчатая, отличающаяся от поверхности экзины других видов этого подрода.

Два монотипных подрода — *Korolkowia* (Regel) Baker и *Theresia* (C. Koch) Baker, представленные соответственно видами *F. sewerzowii* Regel и *F. persica* L., характеризуются пыльцевыми зернами с мелкосетчатой экзиной. Однако у пыльцевых зерен *F. sewerzowii* стенки ячей сетки сплошные (табл. II, *5*), а у вида *F. persica* — дробные. Такое же, как у *F. sewerzowii*, строение стенки ячей сетки выявлено у отдельных видов подрода *Fritillaria* (*F. caucasica* и *F. latifolia* Willd.), но у пыльцевых зерен *F. sewerzowii* ячеи округлые, а у пыльцевых зерен *F. caucasica* и *F. latifolia* они неправильной формы. По строению бороздной мембраны (складчато-крупнобугорчатая) *F. sewerzowii* и *F. persica* сходны как между собой, так и с видами подрода *Rhinopetalum* (табл. I, *3*).

Отдельную группу по строению оболочки пыльцы (более крупные, широкоэллипсоидальной формы пыльцевые зерна, более толстая крупносетчатая экзина, простые стенки ячей) составляют североамериканские виды и восточноазиатский вид *F. camschatcensis* (L.) Ker-Gawl., что подтверждает выделение их в отдельный подрод *Liliorhiza* (Kellogg) Baker. Среди североамериканских видов исключение составляет *F. pudica* (Pursh) Spreng, пыльцевые зерна которого имеют мелкосетчатую экзину и дробные многорядные стенки ячей, что сближает его с *F. bucharica*, *F. karelinii* (подрод *Rhinopetalum*) и *F. persica* (подрод *Theresia*). На морфологическую обособленность *F. pudica* указывалось ранее: его помещали либо в отдельный подрод *Amblirion* Baker (Baker, 1874), либо в монотипную секцию *Amblirion* Endl. (Krause, 1930).

4. Род *Lilium* L.

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические (у большинства видов), 1—3-поровые, почти сфероидальные (*L. lophophorum* (Bureau et Franch.) Franch., *L. nanum* Klotzsch. et Garcke), крупные или очень крупные (большой экваториальный диаметр превышает 100 мкм). Борозда широкая, нередко сужается в центре, глубокая, с закругленными концами или реже узкая. Поры с четким краем. Экзина 2.2—3.7 мкм толщ. Эктэкзина тектатная, семитектатная и интектатная, образована тонким подстилающим слоем и хорошо выраженными столбиками. Столбики с шаровидной или неправильной формы головками. Поверхность экзины крупносетчатая. В зависимости от числа, формы и способа расположения головок столбиков, образующих стенки ячей на поверхности пыльцевого зерна, описаны три морфологических типа: I — Martagon, стенки состоят из сближенных прямоугольных головок; II — Callosa, стенки состоят из сближенных округлых головок; III — Concolor, стенки состоят из расставленных округлых или многоугольных головок (табл. II, *10*). Ячеи размером 1.7—17.0 мкм, стенки ячей 1.0—3.4 мкм шир. Дно ячей бугорчатое или гладкое. Мембрана апертур бугорчатая.

В роде насчитывается около 100 видов (Баранова, 1988). Особенно богаты видами лилий Западный Китай, Юго-Восточный Тибет и Северная Бирма.

Палинологическая характеристика дана по результатам изучения примерно 60 (19) видов (Куприянова, 1948, 1983; Ikuse, 1956; Морфология ..., 1960; Beug, 1963; Nair, Sharma, 1965; Пермяков, 1968; Мячина и др., 1971; Huang, 1972; Radulescu, 1972—1973; Shimakura, 1973; Сурова, 1975; Nakamura, 1980; Schulze, 1980; Liang, Zhang, 1984, 1985; Баранова, 1985; Косенко, 1991б).

Имеющиеся палиноморфологические данные позволяют отметить гетерогенность рода *Lilium* по типу апертур и скульптуре экзины. Поровые пыльцевые зерна выявлены только у 2 видов — *L. lophophorum* и *L. nanum*. Вид *L. bakerianum* Collet et Hamsley, близкий к *L. lophophorum* и *L. nanum* и включаемый вместе с ними в одну подсекцию *Lophophora* M. Baranova секции *Lophophora* (Bureau et Franchet) Wang et Tang, а также 2 других вида — *L. henrici* Franchet и *L. souliei* (Franchet) Sealy, относящихся к подсекции *Mackliniana* M. Baranova этой же секции *Lophophora*, так же как и остальные виды рода *Lilium*, имеют дистально-1-бороздные пыльцевые зерна. По-видимому, тип апертур пыльцевых зерен в роде *Lilium* не является секционным признаком, а служит диагностическим для отдельных видов, и эта особенность в строении пыльцевых зерен имеет значение при решении вопросов эволюции апертур и в целом спородермы.

5. Род *Notholirion* Wall. ex Boiss.

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, крупные. Борозда доходит до концов пыльцевого зерна, с закругленными концами. Экзина 2.2 мкм толщ., крупносетчатая. Ячеи размером 1.0—7.0 мкм, стенки ячей 1.0 мкм шир., дробные, образованы плотноприжатыми прямоугольными головками столбиков (табл. II, *12*). Эктэкзина семитектатная. Мембрана борозды бугорчатая. Дно ячей бугорчатое.

В роде насчитывается 5 видов, эндемичных для Восточной и Западной Азии (Западный Иран).

Палинологическая характеристика дана по результатам изучения 5 (1) видов (Морфология..., 1960; Schulze, 1980; Косенко, 1991б).

По морфологии пыльцы род *Notholirion* очень близок к роду *Lilium*, а по рисунку поверхности экзины — к типу *Martagon*.

6. Род *Nomocharis* Franchet

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, крупные. Борозда доходит до концов пыльцевого зерна, с закругленными концами. Экзина 2.2—2.6 мкм толщ., крупносетчатая. Ячеи размером 2.0—4.0 мкм, стенки ячей 1.0—1.5 мкм шир., дробные, образованы округлыми сближенными или расставленными головками столбиков. Экзина тектатная и семитектатная. Мембрана борозды бугорчатая. Дно ячей бугорчатое.

В роде насчитывается 8—9 видов (Synge, 1980; Sealy, 1983), произрастающих в Западном Китае, Северной Бирме и юго-восточных районах Тибета. Все виды являются высокогорными растениями (3770—4300 м. над ур. м.).

Палинологическая характеристика дана по результатам изучения 7 (7) видов (Морфология..., 1960; Nair, Sharma, 1965; Schulze, 1980; Liang, Zhang, 1985; Косенко, 1991б). По морфологии пыльцы род *Nomocharis* очень сходен с родами *Lilium* и *Notholirion*. По скульптуре экзины виды рода *Nomocharis* разделяются на две группы, в основных чертах соответствующие морфотипам Callosa и Concolor рода *Lilium*.

7. Род *Cardiocrinum* (Endl.) Lindl.

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, крупные. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, с закругленными концами. Экзина 2.4—2.6 мкм толщ. Стенки ячей 0.5—1.0 мкм, шир., простые, извилистые; ячеи размером 1.0—5.0 мкм, а между ними или на стенках этих ячей — более мелкие, размером 0.5 мкм.

Эктэкзина тектатная и семитектатная. Дно ячей бугорчатое. Мембрана борозд бугорчатая.

В роде 4 вида, произрастающих в Гималаях, Китае, Японии, на Курильских о-вах (Synge, 1980; Баркалов, 1987).

Палинологическая характеристика дана по результатам изучения 3 (3) видов (Ikuse, 1956; Shimakura, 1973; Косенко, 1991б).

Род *Cardiocrinum* по ряду палиноморфологических признаков (типу апертур, размеру пыльцевых зерен и борозды, строению борозды) сходен с родами *Lilium, Notholirion, Nomocharis* и значительно отличается от них по строению сетки на поверхности экзины и стенки ячей. Ячеи сетки пыльцевых зерен видов *Cardiocrinum* двух типов по размеру, с простыми стенками ячей (табл. II, *11*), у видов же родов *Lilium, Notholirion, Nomocharis* ячеи одного типа по размеру, стенки ячей дробные, однорядные (табл. II, *10*).

8. Род *Tulipa* L.

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные; 3-бороздные (1 дистальная и 2 латеральные борозды), эллипсоидальные; безапертурные, сфероидальные; крупные. Дистальная борозда длинная, иногда заходит на проксимальную сторону, с оперкулумом и без него (с бугорчатой мембраной). Латеральные борозды разной конфигурации — от неправильной формы с изрезанным краем до длинных, аналогичных по форме дистальной борозде, всегда с бугорчатой мембраной. Экзина 1.5—2.7 мкм толщ. Поверхность экзины 1-бороздных пыльцевых зерен ямчато-бугорчатая, мелкосетчато-струйчатая (табл. II, *9*) и сетчато-переплетенно-струйчатая (табл. II, *7*). Стенки ячей мелкосетчато-струйчатой экзины, как правило, дробные, многорядные, образованы из 3—5 коротких сплошных струй, расположенных в разных направлениях по отношению друг к другу. Однако возможно и иное строение струй, а именно они могут состоять из неравных по размеру и неправильной формы отдельных бугорков. 3-бороздные и безапертурные пыльцевые зерна имеют, как правило, ямчато-складчатую экзину (табл. II, *8*), а также бугорчатую (*T. clusiana* DC., *T. linifolia* Regel, *T. dubia* Vved., *T. montana* Lindl., *T. uzbekistanica* Z. Botsch.) и, как исключение, у одного из изученных видов (*T. maximowiczii* Regel) ямчато-струйчатую поверхности экзины. Эктэкзина тектатная и семитектатная.

В роде насчитывается около 100 видов. Центрами видового разнообразия являются Средняя Азия, Кавказ и Средиземноморье.

Палинологическая характеристика дана по результатам изучения примерно 80 (70) видов (Куприянова, 1948, 1983; Заклинская, 1950; Ikuse, 1956; Beug, 1963; Nair, Sharma, 1965; Radulescu, 1972—1973; Nakamura J., 1980; Schulze, 1980; Dahse, 1988; Данелия, Косенко, 1990; Косенко, 1990, 1991б).

Палинологические данные указывают на значительную гетерогенность рода *Tulipa* по типу апертур и скульптуре экзины, наибольшее разнообразие выявлено у среднеазиатских видов. По морфологии пыльцы и в первую очередь по типу апертур род *Tulipa* распадается на 2 большие группы, в основном соответствующие ранее принятым группам видов *Eriostemones* и *Leiostemones* (Hall, 1940) или двум секциям — *Tulipa* и *Eriostemones* (Grey-Wilson, Mathews, 1980; Marais, 1984; Wendelbo, 1985; Feinbrun-Dotham, 1986). Однако различия между этими группами видов настолько значительны, что, по-видимому, следует говорить о более высоком ранге указанных таксонов, а именно о разделении рода *Tulipa* на 2 подрода. Секция *Eriostemones* является гомогенной по строению оболочки пыльцевых зерен. Все виды этой секции имеют дистально-1-бороздные пыльцевые зерна с оперкулумом на борозде (табл. I, *9*) и практически одним типом поверхности экзины (мелкосетчато-струйчатая — табл. II, *9*). Различия между видами секции *Eriostemones* проявляются в размере пыльцевых зерен, толщине экзины и деталях строения ее поверхности. Остальные виды рода *Tulipa* в большинстве своем характеризуются 3-бороздными или с переходом к безапертурным пыльцевыми зернами в основном с ямчато-складчатой экзиной (табл. I, *4—6, 10*; II, *8*). Часть видов этой группы относится к секции *Tulipa*. Наибольшее число видов с 3-бороздными пыльцевыми зернами произрастает на территории СССР. По данным З. П. Бочанцевой (1962), Средняя Азия является одним из центров видового многообразия рода *Tulipa* и объединяет в своей флоре 63 вида, из которых 48 являются эндемиками. Наиболее полная таксономическая обработка видов рода *Tulipa* флоры СССР выполнена А. И. Введенским (1935). Согласно данному автору, род *Tulipa* разделен на 6 секций (*Tulipanum* Reb., *Leiostemones* Boiss., *Spiranthera* Vved., *Lophophyllon* Vved., *Eriostemones* Boiss., *Orithyia* Baker.). Палиноморфология частично соответствует предложенному Введенским секционному делению рода. По морфологии пыльцы не подтверждается выделение секции *Tulipanum*. Включаемые в секцию *Tulipanum* виды, так же как и большинство видов секции *Leiostemones* (приоритетное название *Tulipa*), имеют 3-бороздные и безапертурные пыльцевые зерна с ямчато-складчатой экзиной. При этом внутри секции *Tulipa* виды *T. praestans* Th. Hoog, *T. subpraestans* Vved., *T. korschinskyi* Vved., *T. ferganica* Vved., *T. zenaidae* Vved., *T. anisophylla* M. Pop. et Vved. выделяются по типу апертур (дистально-1-бороздные), а виды *T. maximowiczii* (ямчато-струйчатая), *T. linifolia* и *T. dubia* (бугорчатая) — по характеру поверхности экзины. У видов секции *Tulipa*, имеющих 1-бороздные пыльцевые зерна, и у видов с 3-бороздной пыльцой и иным рисунком поверхности экзины в отдельных случаях возможно наличие крышечки на дистальной борозде (табл. 1, *6*), однако данный признак для этих видов не является диагностическим. С палинологической точки зрения более обоснованным является выделение *T. kaufmanniana* Regel в секцию *Spiranthera*. Пыльцевые зерна у этого вида, так же как и у большинства видов секции *Tulipa*, являются дистально-латерально-3-бороздными и, так же как у видов *T. dubia, T. linifolia* и *T. uzbekistanica*, имеют бугорчатую экзину.

Вид *T. regelii* Krasn., помещенный Введенским в монотипную секцию *Lophophylon*, так же как и виды секции *Eriostemones*, имеет дистально-1-бороздные пыльцевые зерна с мелкосетчато-струйчатой экзиной, но отличается от них отсутствием оперкулума на борозде.

Среди видов, изученных палинологически, особого внимания заслуживают *T. heterophylla* (Regel) Baker, *T. uniflora* (L.) Bess. ex Baker, *T. edulis* (Miq.) Baker и *T. latifolia* (Makino) Makino, так как взаимоотношения между ними по признакам внешней морфологии не установлены. K. Krause (1930) объединил *T. uniflora* и *T. edulis* в подрод *Orithyia* Baker, А. Введенский (1935) включил *T. heterophylla* и *T. uniflora* в секцию *Orithyia* Baker, Mao Zu-mei (1980) дал новую секцию *Amana* (Hondo) Mao с двумя видами — *T. edulis* и *T. erythronioides* Baker, вид *T. heterophylla* он отнес к секции *Eriostemones*. Виды *T. edulis, T. heterophylla* сходны с видами секции *Eriostemones* по типу апертур пыльцевых зерен (1-бороздные), отличаются от них более широкими, с закругленными концами и всегда с оперкулумом бороздами и особым рисунком поверхности экзины (сетчато-переплетенно-струйчатый — табл. II, *7*). Пыльцевые зерна *T. uniflora* имеют наибольшее сходство по набору признаков с видами секции *Eriostemones*.

Таким образом, имеющиеся данные о строении оболочки пыльцевых зерен в роде *Tulipa* являются очень значительными и их необходимо учитывать при уточнении или даже пересмотре системы рода. Описанные позднее и изученные палинологически виды рода *Tulipa* флоры территории СССР должны с учетом палиноморфологических признаков найти свое место в системе рода.

9. Род *Erythronium* L.

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, крупные. Борозда доходит до концов пыльцевого зерна, с оперкулумом (*E. japonicum* Decne) и без него (*E. sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl.), у отдельных видов (*E. americanum* Ker-Gawl., *E. caucasicum* Woronow, *E. dens-canis* L.) наличие оперкулума не является видовым признаком, так как встречаются оба варианта строения бороздной мембраны. Экзина 1.5—2.4 мкм толщ. Поверхность экзины мелкосетчатая, сетчатая, сетчато-переплетенно-струйчатая. Ячеи размером 0.5—3.0 мкм; стенки ячеи сплошные извилистые (у североамериканских видов), дробные извилистые, однорядные (у европейских видов и части североамериканских), 0.5—1.0 мкм шир., или также дробные однорядные, но более широкие (0.8—1.5 мкм) и нередко прерывистые с иным строением стенки ячей (у азиатских видов). Два варианта строения дробных стенок ячей выявлены у видов *Erythronium*. Стенки ячей образованы из коротких, достаточно широких и нередко переплетающихся между собой элементов (у европейского, кавказского и части североамериканских видов) либо как бы поперечно исчерчены (у азиатских видов). Поперечные элементы хорошо выражены, очень узкие (до 0.1—0.2 мкм). Эктэкзина тектатная, семитектатная и интектатная. Эндэкзина не обнаружена. Подстилающий слой часто очень тонкий.

В роде насчитывается 24 вида, произрастающих в восточной и западной Северной Америке, в Европе и Азии.

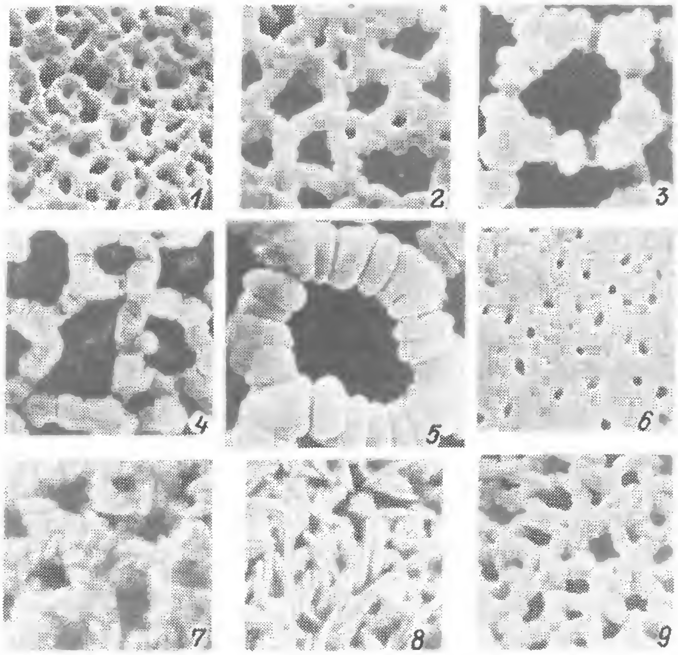
Палинологическая характеристика дана по результатам изучения 20 (20) видов (Ikuse, 1956; Beug, 1963; Radulescu, 1972—1973; Nakamura J., 1980; Schulze, 1980; Куприянова, 1983; Takahashi, 1987; Косенко, 1991б).

Пыльцевые зерна всех видов *Erythronium* дистально-1-бороздные, хорошо различаются по строению сетки на поверхности экзины. Значительно выделяются по строению спородермы азиатские виды (*E. japonicum* и *E. sibiricum*). Часть видов *Erythronium* характеризуется сплошными стенками и двумя типами по размеру ячей на поверхности, что указывает на сходство по данному признаку с группой североамериканских видов рода *Fritillaria* (подрод *Liliorhiza*). Наличие сетчато-переплетенно-струйчатой поверхности экзины у кавказского *E. caucasicum* и европейского *E. dens-canis* видов свидетельствует о сходстве их по рисунку поверхности экзины с видами секции *Amana* рода *Tulipa*.

Проведенный палиноморфологический анализ позволяет утверждать, что сем. *Liliaceae* является естественным по признакам строения пыльцевых зерен. Каждый из родов семейства имеет свои палинологические особенности (см. таблицу), однако общими для семейства признаками являются крупные (реже очень крупные или среднего размера) дистально-1-бороздные (реже 1—3-поровые — у отдельных видов *Lilium*) или дистально-латерально-3-бороздные и безапертурные (у большой части видов *Tulipa*) пыльцевые зерна (табл. I, *1—6, 10*). Наибольшее разнообразие проявляется в строении экзины, главным образом рисунка ее поверхности (табл. II, *1—12*; см. рисунок). У видов семейства поверхность экзины варьирует от мелко-, неравно-, ямчато-бугорчатой до различных вариантов сетчатой. Причем типы сетчатой поверхности различаются как по размеру ячей (мелкосетчатая, 0.4—1.0 мкм; сетчатая, 1.0—2.0 мкм; крупносетчатая, более 2.0 мкм) и их расположению, так и по строению стенок ячей. Наиболее характерными (у отдельных видов и родов) являются дробные стенки ячей, которые в свою очередь различаются по особенностям строения (одно- и многорядные). Многорядные стенки также не однотипны. У части видов стенки ячей состоят из нескольких рядов неправильной, округлой или удлиненной формы и разной величины элементов (у видов *Gagea, Lloydia, Fritillaria*) (табл. II, *2—4*). У других видов они образованы пучком струй (у видов секции *Eriostemones* рода *Tulipa* — табл. II, *9*) или переплетенными струями (у видов секции *Amana* рода *Tulipa* и отдельных видов рода *Erythronium* — табл. II, *7*). Размер ячей и строение их дробных многорядных стенок послужили основанием для описания нескольких типов экзины — ямчато-струйчатой, мелкосетчато-

Сравнительно-палинологическая характеристика родов семейства *Liliaceae*

№	Триба, род	Тип апертур	Размер пыльцевых зерен	Поверхность экзины	Форма пыльцевых зерен	Строение стенки ячей	Длина борозды	Поверхность бороздной мембраны
1	***Lloydieae*** *Gagea*	1-бороздный	Средние, крупные	Мелкобугорчатая, мелкосетчатая, сетчатая	Лодочковидная	Дробная многорядная и однорядная	До концов пыльцевого зерна, заходит на проксимальную сторону	Бугорчатая
2	*Lloydia*	»	Крупные	Мелкосетчатая, крупносетчатая	»	То же	До концов пыльцевого зерна	»
3	***Lilieae*** *Fritillaria*	»	Средние, крупные	Неравнобугорчатая, ямчатоскладчатая, мелкосетчатая, сетчатая, крупносетчатая	»	Сплошная, дробная многорядная и однорядная	До концов пыльцевого зерна, заходит на проксимальную сторону	Бугорчатая, крупнобугорчатая, складчато-крупнобугорчатая
4	*Lilium*	1-бороздный, 1—3-поровый	Крупные, очень крупные	Крупносетчатая	Лодочковидная, широкоэллипсоидальная, сфероидальная	Дробная, однорядная	До концов пыльцевого зерна	Бугорчатая
5	*Nomocharis*	1-бороздный	Крупные	»	Лодочковидная	То же	То же	»
6	*Notholirion*	»	»	»	»	» »	» »	»
7	*Cardiocrinum*	»	»	»	»	Сплошная	» »	»
8	***Tulipeae*** *Tulipa*	1-бороздный, 3-бороздный, безапертурный	»	Ямчато-бугорчатая, ямчатоскладчатая, бугорчатая, мелкосетчатоструйчатая, сетчатопереплетенноструйчатая	Лодочковидная, широкоэллипсоидальная, сфероидальная	Дробная многорядная	До концов пыльцевого зерна, заходит на проксимальную сторону	Бугорчатая, оперкулум
9	*Erythronium*	1-бороздный	»	Мелкосетчатая, сетчатая, сетчатопереплетенноструйчатая	Лодочковидная, эллипсоидальная	Сплошная, дробная многорядная	До концов пыльцевого зерна	То же



Варианты строения стенок ячей на поверхности экзины (×5000).

1, *2* — сплошные, *3*—*5* — дробные однорядные, *6*, *7* — дробные многорядные, образованные бугорками; *8*, *9* — дробные многорядные, образованные струйками (*8* — пучок струй, *9* — переплетенные струи).

струйчатой, сетчато-переплетенно-струйчатой. Дробные однорядные стенки ячей состоят из крупных, удлиненных, поперечно расположенных или округлых, плотно прилегающих или лежащих на некотором расстоянии друг от друга элементов (у родов *Lilium, Notholirion, Nomocharis* и вида *Lloydia tibetica* — табл. II, *10, 12*). У отдельных видов (родов *Fritillaria, Erythronium, Cardiocrinum*) обнаружены простые, не расчлененные на элементы, также извилистые стенки ячей (табл. II, *6, 11*).

Морфология пыльцы в целом соответствует делению семейства на трибы. Выделенные на основе внешнеморфологических признаков трибы имеют свои особенности в строении оболочки пыльцы. Основными палиноморфологическими признаками трибы *Lloydieae* являются мелкие борозды с рваным краем, неравнобугорчатой бороздной мембраной (табл. I, *1, 7*) и слабо перфорированный покров эктэкзины (экзина мелкобугорчатая, мелкосетчатая и сетчатая с дробными стенками ячей, образованными многорядными бугорками). Единственный из изученных видов этой трибы *Lloydia tibetica* имеет пыльцу с крупносетчатой экзиной и дробными однорядными стенками ячей. Такой тип экзины характерен для большинства родов трибы *Lilieae*. Три рода трибы *Lilieae* — *Lilium, Notholirion, Nomocharis* — очень сходны по строению спородермы, незначительные различия проявляются в деталях строения сетки на поверхности экзины и размере бугорков на поверхности бороздной мембраны. Род *Cardiocrinum*, относящийся к этой же трибе, отличается от родов *Lilium, Notholirion* и *Nomocharis* наличием сплошных, не расчлененных на элементы стенок ячей (табл. II, *10—12*). В трибе *Lilieae* наиболее гетерогенным по структуре экзины можно считать род *Fritillaria*, у которого обнаружены несколько из описанных для семейства вариантов поверхности экзины (неравнобугорчатая, ямчато-складчатая, ямчато-сетчатая, сетчатая, крупносетчатая) и все основные типы строения стенки ячей (сплошные, дробные много- и однорядные). У пыльцевых зерен видов рода *Fritillaria*, так же как и у пыльцевых зерен части видов рода *Gagea* (триба *Lloydieae*), многорядные стенки ячей образованы бугорками (см. рисунок). Наличие у пыльцевых зерен отдельных видов рода *Fritillaria* дробных многорядных стенок ячей на поверхности и рваного бороздного края указывает на существующие связи между трибами *Lloydieae* и *Lilieae*.

Особенностями представителей трибы *Tulipeae* являются в целом более сложный рисунок поверхности экзины и обнаруженные у большой группы видов рода *Tulipa* 3-бороздные и безапертурные пыльцевые зерна. Дробные многорядные стенки ячей видов *Tulipa* (секции *Eriostemones* и *Amana*) и *Erythronium* (*E. caucasicum* и *E. dens-canis*) в отличие от тоже дробных многорядных ячей экзины видов *Fritillaria* (триба *Liliaeae*) или *Gagea* (триба *Lloydieae*) образованы не бугорками, а с определенной закономерностью расположенными струйками разной длины (см. рисунок). Отличительным признаком пыльцевых зерен родов трибы *Tulipeae* является также выявленный у части видов оперкулум на дистальной борозде. У остальных родов сем. *Liliaceae* мембрана борозд бугорчатая. Обнаруженный у видов *Tulipa* (секции *Amana*) и 2 видов *Erythronium* (*E. japonicum, E. sibiricum*) сетчато-переплетенно-струйчатый рисунок поверхности экзины, сочетающийся с характерным для них типом апертур (дистально-1-бороздный), указывает на сходство этих родов по палиноморфологическим признакам, что в определенной степени является подтверждением правомерности включения их в одну трибу. С другой стороны, обнаруженные у пыльцевых зерен *E. japonicum, E. sibiricum* и отличные от остальных видов этой трибы дробные однорядные стенки ячей позволяют рассматривать названные признаки как связующее звено между трибами *Tulipeae* и *Lilieae*, так как дробные однорядные стенки наиболее ярко выражены и широко представлены у 3 родов трибы *Lilieae* (*Lilium, Nomocharis* и *Notholirion*). Однако между видами *Erythronium* и в основном видами *Lilium* сходство в строении стенки ячей проявляется в расположении образующих ее элементов (поперечно расположенных, в один ряд и плотно прилегающих друг к другу). При этом стенки ячей у пыльцевых зерен видов *Erythronium*, как и сами ячеи и пыльцевые зерна, более мелкие, образующие их элементы 0.1—0.2 мкм толщ., в то время как у пыльцевых зерен *Lilium* — 0.5—0.7 мкм толщ.

Учитывая весь комплекс полученных палиноморфологических признаков, наиболее примитивными следует считать дистально-1-бороздные пыльцевые зерна с неравнобугорчатой экзиной, без оперкулума на борозде и рваным бороздным краем (у отдельных видов *Gagea* или реже у видов *Fritillaria*), а наиболее продвинутыми — 3-апертурные или безапертурные пыльцевые зерна с более сложно организованной поверхностью экзины (ямчато-струйчатой — *Tulipa maximowiczii*). Эволюция оболочки пыльцевого зерна — это многоплановый и сложный процесс; апертуры и структура экзины, по всей видимости, эволюционировали независимо друг от друга и с разной скоростью. Некоторое подтверждение этого можно получить при анализе строения спородермы в роде *Tulipa* (Косенко, 1990). Так, наиболее сложная орнаментация экзины (мелкосетчато-струйчатая и сетчато-переплетенно-струйчатая) обнаружена у дистально-1-бороздных пыльцевых зерен. При этом более высокоспециализированные по типу апертур 3-бороздные эллипсоидальные и безапертурные, почти сфероидальные пыльцевые зерна имеют менее скульптурированную поверхность экзины (ямчато-складчатую).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агабабян В. Ш., Заварян Э. Л. О некоторых особенностях образования спородермы покрытосеменных // Биол. журн. Армении. 1974. Т. 27. № 2. С. 21—25. — *Архангельский Д. Б.* Пыльцевые зерна родов *Lilium* L. и *Lloydia* Salisb. // Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука, 1975. 352 с. — *Баранова М. В.* Ультраструктура палинодермы и морфологические типы пыльцевых зерен рода *Lilium (Liliaceae)* // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 297—304. — *Баранова М. В.* Структура, классификация и направления эволюционных преобразований вегетативных органов луковичных растений семейства *Liliaceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1308—1320. — *Баранова М. В.* Конспект системы рода *Lilium (Liliaceae)* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1319—1329. — *Баркалов В. Ю.* Род *Cardiocrinum* (Endl.) Lindl. // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1987. Т. 2. С. 362—363. — *Бочанцева З. П.* Тюльпаны, морфология, цитология, биология. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962. 406 с. — *Введенский А. И.* Род *Tulipa* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 320—364. — *Введенский А. И.* Роды *Korolkowia* Regel, *Rhinopetalum* Fisch., *Petilium* St.-Hil. // Флора Таджикской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 2. С. 239—246. — *Гладкова А. Н., Самойлович С. Р.* Семейство *Liliaceae* // Морфология пыльцы некоторых видов тропических и аридных субтропических растений // Пустыни СССР и их освоение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 634—745. — *Данелия И. М., Косенко В. Н.* Морфология пыльцы кавказских видов рода *Tulipa (Liliaceae)* // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 293—298. — *Заварян Э. Л.* Исследование строения оболочек пыльцевых зерен некоторых покрытосеменных: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1974. 24 с. — *Заклинская Е. Д.* Семейство *Liliaceae* // Пыльцевой анализ. М.: Госгеолиздат, 1950. С. 301—302. — *Заклинская Е. Д.* Описание пыльцы и спор некоторых видов растений полярной тундры // Тр. Ин-та геол. наук АН СССР. 1953. Вып. 142. С. 3—46. — *Захарьева О. И., Макушенко Л. М.* Хромосомные числа однодольных растений сем. *Liliaceae, Iridaceae, Amaryllidaceae* и *Araceae* // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 8. С. 1213—1227. — *Косенко В. Н.* Возможные направления эволюции оболочки пыльцевого зерна в роде *Tulipa (Liliaceae)* // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 25—38. — *Косенко В. Н.* Морфология пыльцы рода *Fritillaria* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 9. С. 1201—1210. — *Косенко В. Н.* Палиноморфология сем. *Liliaceae* s. str. // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 12. С. 1696—1706. — *Косенко В. Н., Левичев И. Г.* Морфология пыльцы родов *Gagea* и *Lloydia (Liliaceae)* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 965—976. — *Кулиев А. М.* Задачи изучения медоносных и перганосных растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 303 с. — *Куприянова Л. А.* Морфология пыльцы однодольных растений // Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 1. 1948. Вып. 7. С. 163—262. — *Куприянова Л. А.* Роды *Erythronium* L., *Tulipa* L., *Lilium* L. // Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. С. 134, 139—141, 147—149. — *Левичев И. Г.* Конспект рода *Gagea (Liliaceae)* Западного Тянь-Шаня // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 225—233. — *Лозина-Лозинская А. С.* Роды *Korolkowia* Rgl., *Rhinopetalum* Fisch., *Fritillaria* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 295—320. — *Мейер Н. Р.* Архитектоника пыльцы растений // Природа. 1975. № 6. С. 23—31. — *Меликян А. П., Авакян К. Г.* Сравнительно-анатомическое и палинологическое исследование армянских представителей рода *Fritillaria* // Биол. журн. Армении. 1975. Т. 28. № 11. С. 61—67. — *Меликян А. П., Авакян К. Г.* Ультраструктура оболочки пыльцевых зерен представителей родов *Fritillaria* и *Rhinopetalum* в связи с их систематическими взаимоотношениями // Уч. зап. Ереванского ун-та. Естеств. науки. 1979. № 1. С. 98—102. — *Мордак Е. В.* Семейство Лилейные *(Liliaceae)* // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 72—91. — *Морфология* пыльцы растений Китая. Пекин, 1960. 276 с. — *Мячина А. И., Казачихина Л. Л., Мамонтова И. Б., Калинина В. С.* Атлас спор и пыльцы некоторых современных растений Дальнего Востока. Хабаровск: Изд-во АН СССР, 1971. 84 с. — *Пазий В. К.* Роды *Korolkowia* Rgl., *Rhinopetalum* Fisch., *Petilium* St.-Hil., *Fritillaria* L. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент: ФАН УзССР, 1971. Т. 2. С. 90—94. — *Пермяков А. И.* Пыльца некоторых видов покрытосеменных растений Средней Сибири // Морфология высших растений. М.: Наука, 1968. С. 85—100. — *Резникова С. А.* Оболочка пыльцевого зерна, ее формирование и функции в процессе опыления // Проблемы опыления и оплодотворения у растений. Л.: Наука, 1986. С. 60—65. — *Романов И. Д.* Тетрадная пыльца у *Fritillaria eduardii* Rgl. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59. Вып. 6. С. 61—70. — *Рябкова Л. С.* Палинография флоры Таджикской ССР. Осоковые — Портулаковые. Л.: Наука, 1987. 108 с. — *Сурова Т. Г.* Электронно-микроскопическое исследование пыльцы и спор растений. М.: Наука, 1975. 86 с. — *Тарасевич В. Ф.* Роды *Fritillaria* L., *Gagea* Salisb., *Lloydia* Reichenb. // Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. С. 134—138, 141. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Филогения некоторых групп лилейных по данным серологического анализа // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С. 101—110. — *Baker J. G.* Revisio of the Genera and species of *Tulipeae* // J. Linn.

Soc. 1874. Vol. 14. P. 211—310. — *Beug H. J.* Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzenden Gebiete. Lif. 1. Jena: Veb. Gustav Fischer Verlag, 1963. 63 S. — *Dahlgren R. M. T., Clifford H. T.* The monocotyledons: A comparative study. London; N. Y.: Academ. Press., 1982. 378 p. — *Dahlgren R. M. T., Clifford H. T., Yeo P. F.* The families of the Monocotyledons. Berlin; Heidelberg; N. Y; Tokyo: Springer-Verlag, 1985. 520 p. — *Dahse H. M.* Beiträge zur Pollenmorphologie der Gattung *Tulipa* // Wiss. Zeitschr. F. Schiller Univ. Jena, 1988. Bd 37. H. 1. S. 177—183. — *Dickinson H. G.* Nucleocytoplasma interation following meiosis in the young microspores in *Lilium longiflorum*, events at the nuclear envelope // Grana. 1971. Vol. 11. N 2. P. 117—127. — *Dickinson H. G.* The deposition of acetolysis-resistant polymers during the formation of pollen // Pollen et Spores. 1976. Vol. 18. N 3. P. 321—334. — *Feinbrun-Dotham N.* Flora Palestina. Pt 4. Jerusalem: Israel. Acad. Sci. Humanit., 1986. 462 p. — *Greuter W.* The taxonomic position of *Lloydia graeca (Liliaceae)* and related species // Israel. J. Bot. 1970. Vol. 19. N 2-3. P. 155—160. — *Grey-Wilson C., Mathews V. A.* Genus *Tulipa* L. // Flora Europeae. Cambridge: Univ. Press., 1980. Vol. 5. P. 28—31. — *Hall D. A.* The genus *Tulipa* L. London, 1940. 171 p. — *Hara H.* New of notoworthy flowering plants from Eastern Himalaya (15) // J. Jap. Bot. 1974. Vol. 49. N 7. P. 203—205. — *Heslop-Harrison J.* Wall development within the microspore tetrad of *Lilium longiflorum* // Canad. J. Bot. 1968a. Vol. 46. N 10. P. 1185—1192. — *Heslop-Harrison J.* Pollen wall development // Science. 1968b. Vol. 161. N 3838. P. 230—237. — *Hesse M.* Entwicklungsgeschichte und Ultrastructur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Angiospermensippen der *Alismataceae, Liliaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae* und *Araceae* // Plant. Syst. Evol. 1980. Bd 134. S. 229—267. — *Huang T. C.* Pollen flora of Taiwan. Taipei, 1972. 298 p. — *Ikuse M.* Pollen grains of Japan. Hirokawa; Tokyo, 1956. 279 p. — *Krause K. Liliaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. Bd 15a. S. 227—386. — *Larson D. A., Skvarla J. T., Lewis C. W.* An electromicroscope study exine stratification and fine structure // Pollen et Spores. 1962. Vol. 4. N 2. P. 233—246. — *Leins P.* Eine eifache Methode zur Herstellung von Schnitten durch azetolyzierte Pollenkorner // Grana Palynol. 1968. Vol. 8. N 2-3. P. 252—254. — *Liang Song-yun, Zhang Wu-xiu.* Pollen tetrads in *Lilium* with a discussion on the delimitation between *L. semperviroideum* and its Ally // Acta Phytotax. Sinica. 1984. Vol. 22. N 4. P. 297—300. — *Liang Sung-yun, Zhang Wu-xiu.* Pollen morphology of the genus *Nomocharis* and its delimination with *Lilium* // Acta Phytotax. Sinica. 1985. Vol. 23. N 6. P. 405—417. — *Mao Zu-mei.* Genus *Tulipa* L. // Flora Reipubl. Pop. Sinicae. Pekin: Sci. Press, 1980. Vol. 14. P. 308. — *Marais W.* Genus *Tulipa* L. // Flora of Turkey. Edinburgh: Univ. Press., 1984. Vol. 8. P. 302—311. — *Meyer N. R., Yaroshevskaya A. S.* The phylogenetic significance of the development of pollen grains wall in *Liliaceae, Juncaceae* und *Cyperaceae* // Evolutionary significance of the exine. Linn. Soc. Symp. Ser. N 01. London: Acad. Press., 1976. P. 91—100. — *Mitroiu-Radulescu N., Tarnavschi I. T.* Pollen morphologie in der Taxonomie und phylogenie der Pflanzen // Rev. Roumane Biol. Ser. Boil. Veget. 1984. Vol. 29. N 1. P. 25—32. — *Morucchio G. B.* On the autofluorescence of some vascular plants pollen and spores // Pollen et Spores. 1987. Vol. 29. N 2-3. P. 329—338. — *Nair P. K. K., Sharma M.* Pollen morphology of *Liliaceae* // J. Palynol. 1965. № 1. P. 38—61. — *Nakamura J.* Diagnostic characters of pollen grains of Japan // Spec. Publ. Osaka Mus. Nat. Hist. 1980. Vol. 12 (Pt II). Vol. 13 (Pt I). P. 1—90. — *Nakamura S.* Development of the pollen grains wall in *Lilium longiflorum* // J. Electron. Microscop. 1979. Vol. 28. N 4. P. 275—284. — *Nakamura S., Miki-Hirosige H.* Fine structural study on the formation of the generative cell wall and intine-3 layer in a growing pollen grains of *Lilium longiflorum* // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 73. N 3. P. 365—375. — *Ohwi J.* Flora of Japan (in English). Washington: Smithsonian Inst., 1965. 1067 p. — *Radulescu D.* Recherches morphopalynologiques sur la familie *Liliaceae* // Acta Bot. Horti Buc. 1972—1973. P. 133—248. — *Rechinger K. H.* Flora Iranica. Graz. Austria, 1990. 180 p. — *Rix E. M. Fritillaria (Liliaceae)* in Iran // Iran. J. Bot. 1977. Vol. 1. N 2. P. 75—95. — *Rix E. M.* Genus *Fritillaria* L. // The bulb Book. London: Pan Books. Ltd., 1981. 192 p. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Lilifloren. V. Der Umfang der *Liliaceae* // Wiss. Zeitschr. F. Schiller Univ. Jena, 1980. Bd 29. H. 4. S. 607—636. — *Sealy J. R.* A revision of the genus Nomocharis Franchet // Bot. J. Linn. Soc. 1983. Vol. 87. N 4. P. 285—323. — *Shimakura M.* Polymorphs of Japanese plants // Spec. Publ. Osaka Mus. Nat. Hist. 1973. Vol. 5. — *Shue Lang-zan.* Genus *Gagea* Salisb. // Flora Reipubl. Pop. Sinicae. Pekin: Sci. Press., 1980. Vol. 14. P. 65—79. — *Synge P. M.* Lilies. A revision of Elwes Monograph of the genus *Lilium* and its supplements. London: B. T. Batsford Ltd., 1980. 276 p. — *Takahashi M.* Pollen morphology of the genus *Erythronium (Liliaceae)* and its systematic implication // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. N 8. P. 1254—1262. — *Turrill W. B., Sealy J. R.* Studies in the genus *Fritillaria (Liliaceae)* //

Hock. Icones Plant. 1980. Vol. 39. Pt 1-2. P. 1—280. — *Wendelbo P.* Genus *Tulipa* L. // Flora of Iran. Baghdad: Ministry of Agriculture, 1985. Vol. 8. P. 82—87.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург

Получено 11 VII 1991

SUMMARY

A detailed palynomorphological characteristics of all genera of the *Liliaceae* family is presented on the basis of literature data analysis. Four aperture types of pollen grains are distinguished in the family: mono-sulcate, distal-lateral-three-sulcate, anaperturate and one to three-porate. There are also several types of exine surface: microtuberculate, tuberculate, unequal-tuberculate, microreticulate, reticulate, macroreticulate, foveolateplicate, foveolate-tuberculate, foveolate-striate, microreticulate-striate, reticulate-implecto-striate. The genera *Lilium* and *Tulipa* are heterogenous in pollen grain aperture types and exine structure. The genera *Gagea, Lloydia, Fritillaria, Nomocharis, Notholirion, Cardiocrinum, Erythronium* are characterized by one aperture type of pollen (mono-sulcate), while the pattern of exine surface, sulci structure and sulcate membrane structure are the most important species- and genus-specific features. Some species of *Erythronium* and *Tulipa* possess pollen grains with operculum on a sulcus, while in other species of the family operculum on a sulcus of a pollen grain is absent. There is good reason to divide the family into three tribes. The relations between these tribes in accordance with pollen wall structure are shown. The most primitive are mono-sulcate pollen grains with microtuberculate (some species of the genus *Gagea*) or unequal-tuberculate (some species of the genus *Fritillaria*) exine possessing a shallow sulcus with erosed margin. The most advanced are anaperturate pollen grains with three sulci and foveolate-striate exine (some species of the genus *Tulipa*).

УДК 581.9.018.3(285.3) : 551.794

© 1992

Г. А. Елина, В. К. Антипин

ЭНДО- И ЭКЗОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БОЛОТ БАССЕЙНА ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА В ГОЛОЦЕНЕ

G. A. ELINA, V. K. ANTIPIN. ENDO- AND EXOGENOUS SUCCESSIONS OF MIRE VEGETATION OF THE ONEGA LAKE BASIN IN HOLOCENE

Геоботанический и палеогеографический анализ пространственно-временной динамики болотных экосистем в бассейне Онежского озера показал, что сукцессионный процесс растительности болот, расположенных в зонах дифференцированных новейших движений суши, представлен сочетанием эндогенных долговременных континуальных смен с экзогенными короткоживущими. Последние, как правило, дискретны во времени и отражают существенные изменения природной среды голоцена, проявляющиеся через трансгрессии и регрессии озера, усиленные или ослабленные соответственно влажным или сухим климатом. Оригинальный метод контактных уровней, разработанный авторами, послужил основой для датирования дискретных сообществ в абсолютном летоисчислении голоценовой истории болот. Метод применим также и для составления хроностратиграфических схем развития болот в голоцене любых других регионов.

Все природные экосистемы в бассейне Онежского озера испытывают на себе его влияние. Поэтому отправным моментом для рассмотрения истории болот этого региона в голоцене послужило положение о бассейне как эволюционирующей динамической системе (Фиськов, 1986), где развитие всех отдельных экосистем взаимосвязано. Но только болотные экосистемы сохраняют «память» о динамике природных процессов, и особенно о колебаниях уровенного режима крупного озера, что влечет за собой изменение базиса эрозии. Последнее чаще всего и является прямым фактором, влияющим на изменение уровня грунтовых вод (УГВ) на болоте и смену растительности.

Болота бассейна Онежского озера изучены достаточно подробно, и представления о них сложились вполне определенные. Но влияние колебания уровенного режима Онежского озера на развитие болот в голоцене исследуется нами впервые. Поэтому мы и решили установить закономерности развития болот в бассейне крупного водоема — Онежского озера. Нашей задачей было также выявление роли и силы влияния эндо- и экзогенных факторов в сукцессионном процессе растительности болот в течение голоцена, синхронизация и корреляция наиболее существенных сукцессионных сдвигов.

Выполнение поставленной задачи оказалось возможным только с помощью сопряженного применения ботанических, географических и палеогеографических методов, при наличии репрезентативного фактического материала по современной растительности болот и закономерностям их формирования и развития в течение голоцена. Итак, настоящая статья основана на новых данных исследований болот восточного побережья Онежского озера, а также опубликованных ранее сведениях по болотам западной и северной частей бассейна (Антипин, 1986; Елина, 1981; Шевелин и др., 1988). Данные рассмотрены и интерпретированы здесь в одном ключе.

Площадь бассейна Онежского озера составляет 66.3 тыс. км^2, в том числе самого озера — 9.9 тыс. км^2. В озеро впадает несколько крупных рек, самые длинные из них Суна и Водла. Всего в бассейне насчитывается около 7 тыс. рек и 9.5 тыс. озер. Коэффициент густоты речной сети в среднем 0.44; в северной части бассейна он несколько больше, в южной — меньше (Экосистема..., 1990). Особенности рельефа, окончательно сформировавшегося в послеледниковое время, определены сочетанием неотектонических процесов и эрозионно-аккумулятивной деятельности ледников (Бискэ, 1959; Лукашов, 1976). По морфоструктурным признакам бассейн разделен на 6 крупных районов (Лукашов и др., 1989), которые различаются не только соотношением разных форм рельефа и их генезисом, но и направленностью и скоростью новейших тектонических движений. Последнее, как увидим, и оказалось самым существенным фактором, влияющим на развитие прошлой и настоящей растительности болот в исследуемом регионе.

Заболоченность территории в пределах бассейна в среднем составляет 33.4% (Медведева, 1990); площадь же собственно болот — 582.3 тыс. га. Размеры болот колеблются от нескольких гектаров в грядовом рельефе до 400—600 га на равнинах. Одно из крупнейших болот Карелии — Муромское — расположено на восточном берегу Онежского озера, на равнине озерного генезиса. Из 6 типов болот, встречающихся в бассейне, наиболее распространены 3: сфагновый грядово-мочажинный олиготрофный (41%), травяно-сфагновый (кустарничково-осоково-сфагновый) с сосной и березой мезотрофный (36%), сосново-кустарничково-пушицево-сфагновый (кустарничково-сфагновый) олиготрофный и мезоолиготрофный (15%). Других 3 типа — карельский кольцевой аапа, травяно-гипновый евтрофный и лесной евтрофный и мезотрофный — занимают по 2—4% площади. Обобщенные характеристики всех упомянутых типов болот известны (Галкина, Козлова, 1971; Юрковская, 1980; Елина и др., 1984), поэтому на этом вопросе в данной статье мы не останавливаемся. Далее при анализе конкретного материала будут приведены сведения о современной растительности и стратиграфии лишь болот-эталонов.

После знакомства с литературой по геологии и геоморфологии (Земляков, 1936; Бискэ, 1959; Лукашов, 1976; Лукашов и др., 1989), по гидрологии и гидрографии (Молчанов, 1946; Экосистема..., 1990), палеогеографии (Елина, 1981; Панкрушев, 1984; Девятова, 1986), растительности, типологии и районированию болот были разработаны следующие методические приемы поэтапного анализа фактического материала: 1) выявление наиболее заметных дискретных смен растительности болот (что отразилось на толщине торфяной залежи) и привязка их к временной шкале голоцена; 2) поиски закономерностей в размещении дискретных, континуумных и промежуточных состояний в стратиграфии, а следовательно, и в растительности болот и последующем наложении этих состояний на хроностратиграфическую шкалу голоцена данного региона; 3) анализ причин дискретности в стратиграфии (зонально-климатических и регионально-локальных); 4) датирование резких смен в стратиграфии (прямым или расчетным методом) и корреляция их с параметрами природной среды в голоцене.

В результате системного анализа фактического материала по приведенной выше схеме были выделены 2 морфоструктурных района (по: Лукашов и др., 1989): *I* — Восточное побережье Онежского озера, находящееся в зоне умеренных новейших погружений (рис. 1); гипсометрический уровень — до 50 м над ур. м. (уровень Онежского озера — 33 м над ур. м.); *II* — Заонежский п-ов с отметками поверхности до 80—90 м; зона интенсивных дифференцированных движений.

Восточное побережье Онежского озера

В полосе, отграниченной изогипсой 50 м, встречаются преимущественно озерные и озерно-ледниковые равнины, сложенные песками, с береговыми валами (дюнами) вдоль берега. Эти равнины примыкают к берегу озера и вдаются в глубь территории по долинам рек. Менее распространены ледниковые волнистые

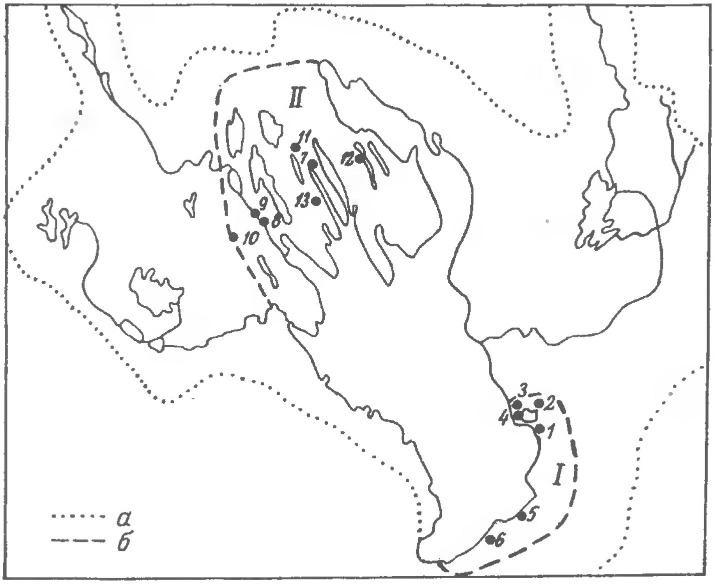


Рис. 1. Местоположение исследованных болот в бассейне Онежского озера.

а — граница бассейна Онежского озера, *б* — граница морфоструктурных районов. Морфоструктурные районы (по: Лукашов и др., 1989): *I* — Восточное побережье Онежского озера, *II* — Заонежский п-ов. *1—13* — болота: *1* — Рандозерское, *2* — Муромское, *3* — Грязнуха, *4* — у мыса Муромский, *5* — Андомское (Марков и др., 1937), *6* — у д. Жабиницы (Марков и др., 1937), *7* — Разломное (Шевелин, Елина и др., 1988), *8* — Чечкино (Филимонова, Еловичева, 1988), *9* — Длинное (Филимонова, Еловичева, 1988), *10* — Готнаволок (Елина, 1981), *11* — Пала, *12* — Сярг, *13* — Великое (Торфяные..., 1979).

равнины, сложенные валунными суглинками и глинами (Бискэ, 1959). К югу от долины р. Водлы, впадающей здесь в Онежское озеро, находится небольшое озеро Муромское, соединяющееся в настоящее время с ним р. Муромка. На этой территории детально изучены 4 болотных массива (табл. 1), а еще о 2 болотных массивах, расположенных несколько к югу (болота Андомское и у д. Жабиницы), имеются литературные данные (Марков и др., 1934).

Современные поверхности всех этих болот расположены выше уровня Онежского озера, а днища их депрессий — ниже на 1.4—4.5 м. Это может свидетельствовать о том, что когда-то, в начале периода формирования болот, уровень

ТАБЛИЦА 1

Некоторые характеристики болотных массивов восточного побережья Онежского озера

№ (рис. 1)	Болото	Тип (по растительности)	Площадь, га	Абсолютные отметки, м		Возраст придонного слоя, тыс. лет назад
				поверхности	дна	
1	Рандозерское	Сфагновый грядово-мочажинный олиготрофный	600	34.0	28.5	(7.8—8.5)
2	Муромское	То же	8400	33.7	31.6	8.0
3	Грязнуха	» »	300	34.3	30.0	(7.8—8.0)
4	У мыса Муромский	» »	100	34.0	32.0	3.5
5	Андомское	Осоково-сфагновый мезоолиготрофный	2400	33.8	29.5	8.0—8.2
6	У д. Жабиницы	Осоково-сфагновый мезотрофный	200	33.7	30.7	7.5

Примечание. В скобках приведены даты, полученные по ^{14}C.

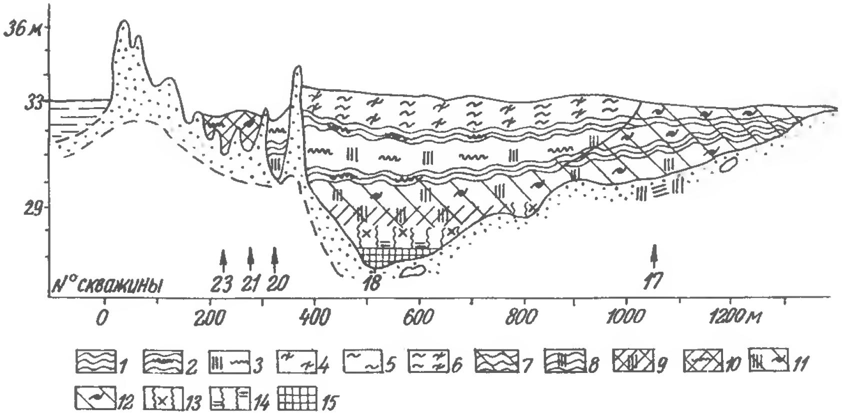


Рис. 2. Стратиграфический профиль болота Рандозерское.

Виды торфа: *1—6* — верховой: *1* — пушицевый, *2* — пушицево-сфагновый, *3* — шейхцериево-сфагновый, *4* — фускум, *5* — мочажинный, *6* — сфагновый комплексный; *7—12* — переходный: *7* — пушицевый, *8* — шейхцериево-пушицевый, *9* — шейхцериево-осоковый, *10* — осоково-сфагновый, *11* — шейхцериево-сфагновый, *12* — сфагновый; *13*, *14* — низинный: *13* — хвощево-тростниковый, *14* — травяно-тростниковый; *15* — сапропель.

озера опускался на 3—4 м или за время жизни болот произошло опускание суши. По мнению К. К. Маркова (Марков и др., 1934), уровень Онежского озера в соответствующие моменты был ниже современного на 3.5 и 1.25 м. Однако, согласно более поздним представлениям геологов (Земляков, 1936; Лукашов и др., 1989; История..., 1990) и археологов, изучавших стоянки древнего человека по берегам Онеги (Панкрушев, 1984), после отступления ледника происходили неотектонические движения. Причем части северного побережья озера поднимались, а юго-восточного — опускались. Об этом свидетельствует и расположение стоянок древнего человека, абсолютная высота которых плавно повышается с юга на север, причем на юго-восточном побережье все древние стоянки затоплены. В дальнейшем мы и будем опираться на положение о неравномерности изостатического движения (Квасов, Кошечкин, 1990). Если же исходить из данной гипотезы, то вопрос о необычном — ниже уровня главного водоприемника — положении живых торфяников, расположенных в непосредственной близости от берега озера, может быть решен.

Итак, анализ развития болот восточного побережья озера не только подтверждает факт опускания этой территории, но и отвечает на вопрос, с какой скоростью оно происходило и как менялся уровень озера в течение голоцена.

Далее рассмотрим поэтапную динамику растительности и торфонакопления на болоте Рандозерское, дно которого в настоящее время находится ниже уровня озера на 4.5 м. Основой для реконструкции этих процессов послужил стратиграфический разрез (рис. 2), который начинается от уреза воды Онежского озера и пересекает болотный массив с запада на восток. Болото отделено от озера серией дюн, возвышающихся до 3 м. Междюнные понижения заняты уже молодыми торфяниками, которые начали формироваться 3170±80 (*ТА*-1839) и 4120±60 (*ТА*-1840) лет назад (далее л. н.).

В растительном покрове болота Рандозерское преобладают сфагновые грядово-мочажинные и грядово-мочажинно-озерковые комплексы: Sphagneta fusci (magellanici) + S. baltici (majori); S. fusci + S. majori + озерки. На грядах, часто облесенных сосной, доминируют *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Andromeda polifolia* L., *Rubus chamaemorus* L., в мочажинах — *Scheuchzeria palustris* L., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl., реже — *Carex limosa* L. Для западной окрайки характерны сосново-кустарничково-сфагновые сообщества (Pinus sylvestris — Mixtofruticulosa — Rubus chamaemorus — Sphagnum fuscum + S. angustifolium). Широкая восточная окрайка занята мезотрофными сообществами, где по

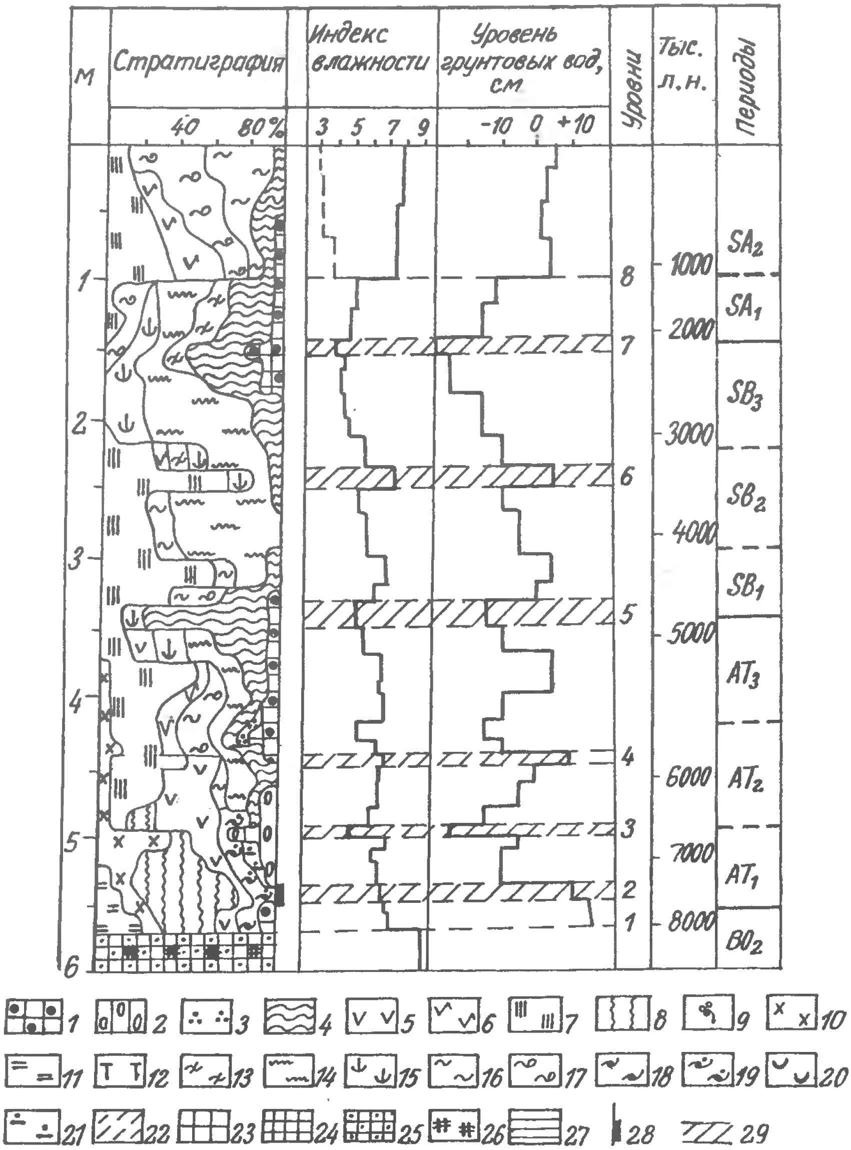


Рис. 3. Эталонный разрез (скважина *18*) болота Рандозерское.

1—22 — растительные остатки: *1* — *Pinus sylvestris*, *2* — *Betula pubescens*, *3* — кустарнички, *4* — *Eriophorum vaginatum*, *5* — *Carex lasiocarpa* (*C. rostrata*), *6* — *C. limosa* (*C. chordorrhiza*), *7* — *Scheuchzeria palustris*, *8* — *Phragmites australis*, *9* — *Menyanthes trifoliata*, *10* — *Equisetum fluviatile*, *11* — *Nuphar lutea*, *12* — *Scirpus lacustris* (*Typha* sp.), *13* — *Sphagnum fuscum*, *14* — *S. magellanicum*, *15* — *S. angustifolium*, *16* — *S. balticum*, *17* — *S. majus*, *18* — *S. subsecundum*, *19* — *S. teres*, *20* — *S. warnstorfii*, *21* — смесь сфагновых мхов, *22* — *Bryales* (*Drepanocladus* sp., *Scorpidium scorpioides*, *Calliergon stramineum*; *23* — сапропелевидный торф, *24* — сапропель, *25* — заиленный сапропель, *26* — остатки водных и водно-болотных растений в торфе и сапропеле, *27* — глина, *28* — места отбора образцов на радиоуглеродный анализ, *29* — контактные уровни.

обширным коврам, сложенным *Sphagnum obtusum* Warnst. или *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr., разбросаны отдельные кочки из *S. magellanicum* Brid., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr. или *S. papillosum* Lindb. В травяном покрове здесь чаще доминируют *Carex rostrata* Stokes и *C. lasiocarpa* Ehrh., встречаются *C. limosa*, Menyanthes trifoliata L., *Rhynchospora alba, Scheuchzeria palustris.* На кочках иногда много *Betula pubescens* Ehrh.

Хроностратиграфические построения этапов развития растительности болота Рандозерское, выполненные по центральному, самому глубокому разрезу (рис. 2, скважина *18*), скоррелированы со средней спорово-пыльцевой диаграммой южного Прионежского палинологического района (Елина, 1981). Этот эталонный разрез (рис. 3) дополнен расчетами индекса влажности (Елина, Юрковская, 1986) и реконструированными показателями УГВ палеосообществ. Возраст придонных слоев сапропеля на глубине 6 м равен примерно 8500 лет, что подтверждается радиоуглеродной датой базального слоя торфа на глубине 5.35—5.5 м (7815±60 лет, *ТА*-1842). Расчеты прироста торфа, выполненные с применением ранее разработанной методики (Елина и др., 1984), показали, что в разные периоды голоцена он составлял от 0.36 до 1, а в среднем — 0.7 мм/год. На разрезе (рис. 3) достаточно четко видны несколько контактных уровней, которые могут свидетельствовать только о значительных сдвигах в природной среде, выразившихся в колебаниях температуры, и особенно влажности. Последнее приводило к сменам гидрологического режима на болотах, а затем и быстрым сукцессиям растительности. Границы между контактными уровнями и примыкающими слоями торфа выражены всегда достаточно четко. Если разница величины индекса влажности между слоями превышает 10 единиц, то контакты названы резкими, а если меньше, то заметными. С помощью контактных слоев, указывающих на характер влажности на болоте, удалось достаточно точно датировать всю последовательность смен растительных сообществ — от 8500 л. н. и до настоящего времени, а также привязать их существование к тем или иным событиям голоцена, в частности к трансгрессиям и регрессиям Онежского озера.

Следуя контактным уровням, можем представить весь ход смен растительности болот с выделением лишь ключевых сообществ, которые определяли поворотные моменты сукцессионного процесса. Дискретный характер границ контактных сообществ с примыкающими и промежуточными доказывается и меньшей продолжительностью существования первых. В таком случае контактные слои соответствуют кратковременным лабильным сообществам, отражавшим переломные

ТАБЛИЦА 2

Контактные уровни в эталонном разрезе болота Рандозерское

№	Контактные уровни и примыкающие к ним слои		Индекс влажности	Характер контактов
	глубина, м	состав (вид торфа)		
1	5.7	Сапропелевидный торф с остатками водных растений	90/69	Резкий
	5.7—5.5	Тростниковый		
2	5.5—5.35	Тростниковый	67/64	Заметный
	5.35—5.2	Травяно-сфагновый		
3	5.0—4.95	Березово-травяной	49/60	Резкий
	4.95—4.8	Осоковый		
4	4.5—4.4	Шейхцериевый	68/61	Заметный
	4.4—4.35	Шейхцериево-сфагновый		
5	3.5—3.3	Пушицевый с сосной	50/70	Резкий
	3.2—3.0	Шейхцериево-сфагновый		
6	2.5—2.35	Шейхцериевый	73/58	»
	2.35—2.15	Шейхцериево-сфагновый		
7	1.5—1.45	Сосново-пушицево-сфагновый	40/48	Заметный
	1.45—1.3	Пушицево-сфагновый		
8	1.0	Пушицево-сфагновый	50/39 (76)	Резкий
	1.0—0	Сфагновый фускум+(мочажинный)		

Примечание. Разрядкой выделены контактные уровни.

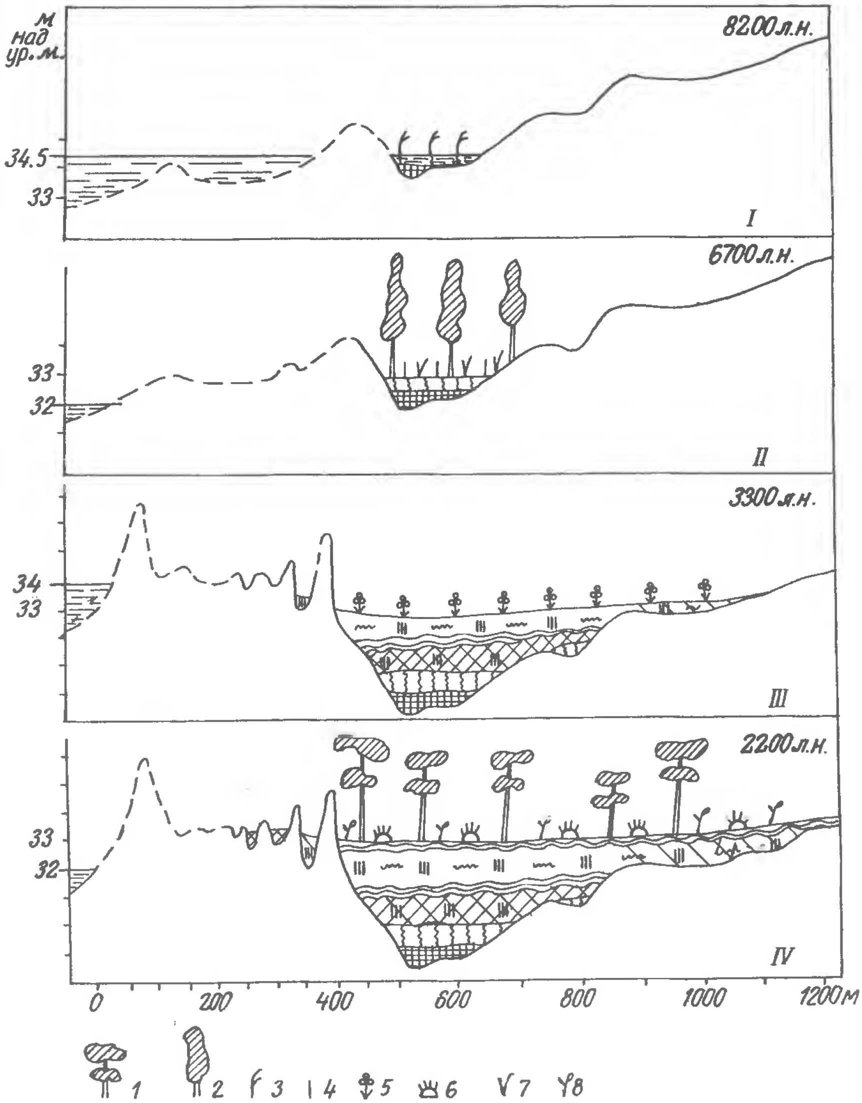


Рис. 4. Схема пространственно-временнóй динамики экосистемы болота Рандозерское в голоцене.

I—IV — этапы развития болотной экосистемы (объяснения в тексте). Растения: *1* — *Pinus sylvestris*, *2* — *Betula pubescens*, *3* — *Phragmites australis*, *4* — *Equisetum fluviatile*, *5* — *Scheuchzeria palustris*, *6* — *Eriophorum vaginatum*, *7* — *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *8* — кустарнички. Условные обозначения видов торфа те же, что и на рис. 2.

моменты в динамике природной среды, а промежуточные между ними — долговременным, отвечающим коренным или квазикоренным сообществам. В приведенной далее схеме названия сообществ контактных слоев даны в перечне эдификаторов (выделенных разрядкой) и доминантов, показано и время их существования; разрыв во времени между ними соответствует продолжительности жизни коренных сообществ. Порядковые номера в этой схеме те же, что и в табл. 2.

1) Phragmites, Nuphar, Scirpus, Typha (8500—8200 л. н.) ⟶200 лет⟶ ⟶ 2) Phragmites, Equisetum, Carex (8000—7800 л. н.) ⟶1000 лет⟶ ⟶ 3) Betula pubescens, Equisetum, Carex (6800—6700 л. н.) ⟶700 лет⟶ ⟶ 4) Scheuchzeria, Sphagnum majus, S. fallax (5800—5600 л. н.) ⟶ 800

лет ⟶ 5) Eriophorum vaginatum, Pinus, Sphagnum magellanicum, S. angustifolium (4800—4600 л. н.) ⟶ 1100 лет ⟶ 6) Scheuchzeria palustris (3500—3300 л. н.) ⟶ 800 лет ⟶ 7) Pinus, Eriophorum vaginatum, Sphagnum magellanicum, S. angustifolium (2500—2200 л. н.) ⟶ 1000 лет ⟶ 8) Sphagnum fuscum + S. balticum (majus) (1200 — настоящее время).

Приведенная схема стала основой для реконструкции развития болотной экосистемы, отдельные этапы которой четко связаны с природно-климатическими событиями. Акцент сделан на корреляции этих этапов с динамикой влажности климата (Шнитников, 1957) — одним из факторов, определявших трансгрессивную деятельность Онежского озера. Как уже упоминалось, мы придерживаемся положения об опускании дна юго-восточной части котловины Онежского озера и окружающих его берегов. Но чтобы выполнить детальную поэтапную реконструкцию болотной экосистемы, необходимы количественные придержки скорости отрицательных движений. Нам удалось получить такие цифры, но, естественно, средние за 8000 лет. Так, если слой торфа, расположенный ниже уровня озера и составляющий 4.65 м, накопился за 7000 лет, то средняя скорость опускания суши будет равна 0.7 мм/год. Поскольку по другим болотам восточного побережья Онежского озера (табл. 1) получены близкие значения (0.75—0.66 мм/год), мы решили взять за основу среднюю цифру — 0.7 мм/год. После расчетов положения дна котловины болота Рандозерское относительно ее современной отметки для каждых 1000 лет была получена схема, в которой выделено 4 основных этапа (рис. 4). Для каждого этапа по характеру растительности сделаны реконструкции УГВ на болоте, а отсюда и отметки уровня самого озера (по принципу сообщающихся сосудов).

Уровень Онежского озера 9000 л. н. был значительно выше современного (Девятова, 1986), но через 500 лет он настолько снизился, что на месте болота Рандозерское образовался мелководный залив, возможно, отделенный от праОнежского озера только невысоким береговым валом и соединенный с ним широкой протокой. В течение 300 лет (до 8200 л. н.) залив зарастал водной и водно-болотной растительностью (рис. 4, *I*). Ранее отложившийся сапропель пронизывался корнями растений, так сформировался сапропелевидный торф, к тому же засоренный песком. Уровень воды в таких сообществах был выше грунта примерно на 1 м (табл. 3). Отсюда мы сможем сделать вывод, что зеркало воды Онежского озера находилось на отметке около 34.5 м над ур. м. Расчеты Э. И. Девятовой (1986) близки к нашим — 34.5—35 м. После спада уровня праозера (8200 л. н.) наступило резкое его обмеление, которое продолжалось до 7800 л. н. — времени отсчета жизни осоково-хвощово-тростниковых сообществ, откладывающих уже настоящие торфа.

Материнскими сообществами контактного уровня *3* (рис. 4, *II*) были березово-травяные сообщества, вероятно, с кочковато-топяным микрорельефом, требующие достаточно высокой проточности. Последнее условие было осуществимо в том случае, если уровень примыкающего озера был не менее чем на 1 м ниже УГВ болота. В таком случае он соответствовал примерно 32 м.

Распространение на болоте шейхцериево-сфагновых топей (рис. 4, *III*), существовавших от 3500 до 3300 л. н., происходило при застойном водном режиме. Слой торфа составлял уже 3.5 м, и, следовательно, уровень озера был или близок к УГВ болота, или немного выше его (примерно 34 м).

Минуя подробный разбор этапов развития болотной экосистемы, приведем итоговые корреляции локальных (болотных) и зонально-региональных (климат, колебания уровня озера) событий. Высокая степень совпадений этапов с «сухой» и «влажной» растительностью болот с более низким или более высоким (в сравнении с современным) уровнем озера свидетельствует о прямой зависимости развития болота от деятельности озера.

При сравнении экзогенных этапов развития болота (наши контактные уровни) с параметрами палеоклимата (табл. 3) столь прямой зависимости уже не на-

ТАБЛИЦА 3

Корреляция растительности контактных уровней болота Рандозерское с природно-климатическими факторами

Растительность контактных уровней	Время, тыс. лет назад	Гипсометрические отметки болота, м		Глубина торфа и сапропеля, м	Уровень Онежского праозера, м над ур. м.	Состояния озера (по: Девятова, 1986)	Средняя температура года, °С	Среднегодовые осадки, мм
		дна	поверхности					
Водно-болотные заросли	8.5—8.2	33.25	33.55	0.3	34.5	Трансгрессия	—3	—100
Тростниковое болото и заросли водно-болотных растений	8.0—7.8	33.0	33.75	0.75	34.0	Регрессия	+1.5	—50
Березово-травяное болото	6.8—6.7	32.2	33.2	1.0	32.0	»	+1.5	±0
Шейхцериево-сфагновая топь	5.8—5.6	31.4	32.9	1.5	33.0	Трансгрессия	+2.0	±0
Сосново-пушицевое редколесье	4.8—4.6	30.7	33.2	2.5	31.5	Регрессия	+1.5	±0
Шейхцериевая топь	3.5—3.3	29.8	33.3	3.5	34.0	Трансгрессия	+1.0	?
Сосняк кустарничково-пушицево-сфагновый	2.5—2.2	29.0	33.5	4.5	32.0	Регрессия	—1.0	—50
Сфагновый грядово-мочажинный комплекс	1.2—0	28.3	33.8	5.5	33.0	Современное состояние	—1.0	+50

Примечание. Параметры палеоклимата (в сравнении с современными) даны по разрезу, наиболее близкому территориально к болоту Рандозерское (Климанов, Елина, 1984).

блюдается, так же как и с параметрами влажности климата (по: Шнитников, 1957). Объяснения достаточно просты: при изменении климата, и в частности влажности, растительность всегда реагирует через некоторое время. Это особенно хорошо заметно при графическом изображении материала табл. 3 и сопоставлении приведенных в ней параметров с параметрами влажных и более сухих полуциклов климата, объединенных в 1850-летние циклы.

Подобным же образом выполнен анализ данных по другим болотным экосистемам Восточного побережья Онежского озера. Очень информативным оказался стратиграфический разрез торфяной залежи болота Грязнуха, занимающего неглубокую депрессию между Онежским и Муромским озерами. Интересно, что при мощности торфа 3.8 м (т. е. на 2 м меньшей, чем в болоте Рандозерское) болото Грязнуха возникло тогда же, т. е. 7890±100 л. н. (*ТА*-1903).

Из двух исходных гипотез — о приросте торфа, равном в среднем 0.47 мм/год (средний по Карелии 0.7 мм/год), и о значительных по времени перерывах в торфонакоплении — после длительного анализа мы остановились на последней. Не имея возможности подробно рассмотреть этот уникальный материал, отметим лишь, что при таком допущении он достаточно хорошо вписывается в приведенную выше схему дискретно-континуумного хода сукцессий растительности болот. Отличительной особенностью болота Грязнуха является отсутствие некоторых контактных слоев, времени существования которых соответствовали перерывы в осадконакоплении. Здесь экзогенные влияния выразились в еще более резких сменах слоев торфа, сложенных различными по экологии остатками растений.

Таким образом, хроностратиграфическая схема развития болот на территории Восточного побережья Онежского озера получила достаточно объективное обоснование. Это свидетельствует о прямом влиянии деятельности озера, неоднократно (не менее 8 раз) изменявшего базис эрозии данной территории, на развитие болот. В результате этого и возникали контактные слои и уровни, экзогенные (гидрогенные) в своей основе, кратковременно существующие. Они сменялись слоями торфа, свидетельствующими об эндогенном ходе сукцессионного процесса, происходящего значительно дольше первых (в 3—5 раз). Основываясь на этом, можно сделать еще одно предположение: опускание территории, скорее всего, происходило не столь равномерно и спокойно: оно кратковременно (на 100—200 лет) усиливалось, а затем ослаблялось в промежутки, равные 700—1100 лет.

Заонежский полуостров

Этот морфоструктурный район занимает территорию интенсивных дифференцированных движений кристаллического фундамента, ограниченную изогипсой 50 м. Отличительной чертой рассматриваемой территории является широкое развитие сейсмодислокаций (землетрясений). Особенно сильными (до 7—9 баллов) они были 7200, 4200 и 2000—1000 л. н. (Лукашов и др., 1989). Современный рельеф Заонежья характеризуется частым чередованием узких и длинных гряд, сложенных коренными породами, и таких же длинных логообразных депрессий, занятых озерами и болотами (Бискэ и др., 1971). Гряды ориентированы с северо-запада на юго-восток, высота их достигает 80—90 м над ур. м.

Заболоченность здесь составляет 10—15%; преобладают травяно-сфагновые грядово-мочажинные и травяно-гипновые евтрофно-мезотрофные болота (Елина и др., 1984). Торфяные залежи большинства болот низинные, иногда перекрытые сверху слоями переходных торфов. В торфяном фонде Карелии (Торфяные..., 1979) приведены сведения о десятках болот, многие из которых исследованы авторами данной статьи. Геоботанические и торфоведческие данные о болотах Заонежья имеются в ряде публикаций (Галкина, Козлова, 1971; Козлова, 1971; Елина и др., 1984; Шевелин и др., 1988). Но до сих пор не проводился анализ «болотного» материала с точки зрения соотношения и роли экзо- и эндогенных сукцессий.

Оценив с этих позиций стратиграфические залежи наиболее подробно изученных 7 болот (рис. 1), мы выделили 4 из них, в формировании торфяных залежей которых видны многочисленные резкие смены разных видов торфа (Елина, 1981; Шевелин и др., 1988; Филимонова, Еловичева, 1988). Наиболее детально обследовано болото Разломное, интерпретация развития которого ранее выполнена Г. А. Елиной (Шевелин и др., 1988). Площадь болота около 100 га. Оно расположено в узкой, длинной и очень глубокой депрессии, вытянутой параллельно заливу Онежского озера. Северная его часть находится на высоте 52, а южная — на высоте 48.5 м над ур. м.

По растительному покрову болото относится к травяно-моховому евтрофно-мезотрофному типу. Наиболее характерными для его растительности являются сообщества ассоциации Phragmiteto-Cariceto-Scorpidieta scorpidioidi. Значительную площадь занимают комплексы сообществ Sphagneta magellanici (warnstorfii)+ + Herbeta (Шевелин и др., 1988). Отмечалось, что в стратиграфии болота Разломное наряду с типичными видны и труднообъяснимые отклонения в стратиграфии торфа (стратиграфический разрез опубликован в указанной статье).

Корреляция одновозрастных слоев торфа, показанная на примере 3 смежных скважин (рис. 5, скважины *3*, *4*, *6*), 2 из которых обеспечены палинологическими и радиоуглеродными данными, свидетельствует о многократных переломах сукцессионного процесса растительности болот. К тому же одновозрастные слои торфа центральной скважины как бы «опущены» на 2—3 тысячелетия. Не останавливаясь на детальном анализе материала, проведенном в соответствии с принятой методикой, приведем лишь результативные

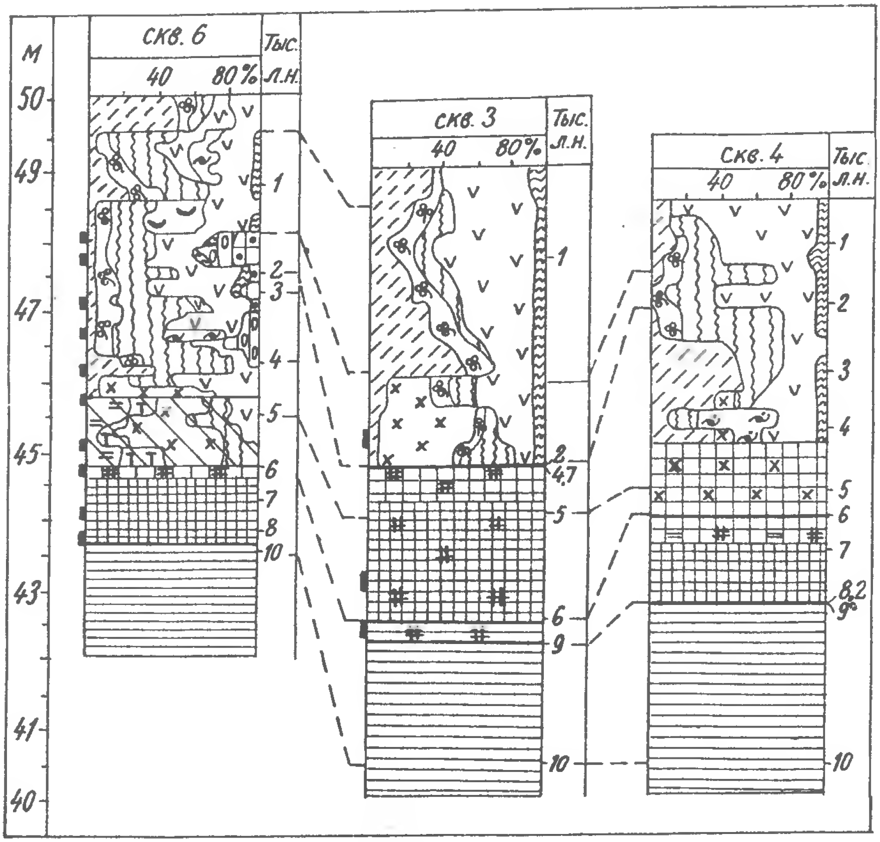


Рис. 5. Хроностратиграфическая корреляция эталонных разрезов болота Разломное. Условные обозначения те же, что и на рис. 2, 3.

данные, акцентируя внимание на тех или иных внешних факторах, определявших континуальные «переходы» или дискретные границы между соседними по времени сообществами.

Выделенные здесь контактные уровни достаточно точно привязаны к временнóй шкале. Радиоуглеродный возраст определен в 3 слоях в скважине *3* и в 10 слоях в скважине *6* (Шевелин и др., 1988). Во всех 3 разрезах (рис. *5*) имеются значительные перерывы в торфонакоплении, продолжавшиеся до 3000 лет. Вместе они (контактные слои и перерывы в осадконакоплении) несут очень существенную информацию, которую мы попытаемся расшифровать.

Развитие болота начиная с его лимнотельматического контакта в значительной степени зависело от природных процессов. Поэтому хотя и бегло, но следует остановиться на отдельных этапах, предшествовавших формированию болота. Озерная стадия болота охватывает позднеледниковье, ранний и часть среднего голоцена. Отсутствие пространственной «стыковки» одновозрастных слоев торфа 3 приведенных скважин было определено суммой факторов, среди которых ведущая роль, вероятно, принадлежала неотектоническим движениям. Кроме указанных выше 3 землетрясений, вероятно, было и еще одно — в конце позднеледниковья или в самом начале голоцена. Только этим можно объяснить отсутствие осадков (перерыв в их накоплении) от 10 000 до 8500 л. н. (скважина *6*). Вторая сейсмодислокация (7200 л. н.) привела к новому смещению блоков фундамента. Об этом свидетельствует разный возраст базальных слоев сапропелей. Боковые блоки были, очевидно,

ТАБЛИЦА 4

Пространственно-временнáя корреляция палеорастительности северной (*1*), центральной (*2*) и южной (*3*) частей болота Разломное

Тыс. лет назад	Растительные сообщества			Стадия
	1	*2*	*3*	
7	Планктонно-бентосные озерные, глубина воды > 3 м	? Глубина воды > 5 м	Планктонно-бентосные озерные, с единичными водными растениями, глубина воды 2—3 м	Озерная
6	Сомкнутые заросли водных и водно-болотных растений	Редкостойные заросли водных растений		Озерно-болотная
5	Прибрежные заросли водно-болотных растений	Озеро внутриболотное (вторичное), проточное, глубина воды 3—5 м	Хвощево-гипновые топяные	Болотная
4	Травяно-гипновые топяные		Осоково-гипново-сфагновые	»
	Березово-тростниковые		Осоково-гипновые	»
	Травяные		Тростниково-осоковые	»
3	Вахтово-тростниково-осоковые			
2	Древесно-осоковые	Хвощево-осоковые	Осоковые	»
1	Осоково-тростниково-сфагновые	Осоково-гипновые	Тростниковые	»
		Осоковые		»
	Осоково-гипновые			»

Примечание. Сплошные линии обозначают рубежи, общие для всего болота, штриховые — для отдельных его частей.

взброшены, а слой глин, подстилающий сапропель в центре массива (скважина *3*), смят и размыт.

Окончательный спад озерных вод из депрессии болота Разломное произошел примерно 4500 л. н. — время, которым геологи датируют одно из самых сильных землетрясений в Заонежье. В результате нарушения стока в центре болота сформировалось вторичное озеро, просуществовавшее более 2000 лет.

Анализ пространственно-временны́х смен (табл. 4), проведенный от лимнотельматического контакта и до современности, свидетельствует о существенной неоднородности природных условий, определившей асинхронность некоторых слоев. Особенно заметно это было при переходе озерной стадии в озерно-болотную (от 6000 до 5000 л. н.) и в период существования внутриболотного озера (от 5000 до 2000 л. н.). Причинами многократной смены направлений сукцессий были, конечно, не только сейсмодислокации, но и медленное поднятие суши, приводившее к изменению базиса эрозии, к трансгрессиям и регрессиям Онежского озера.

Укороченный характер спорово-пыльцевых спектров в *АТ*-периоде (Шевелин и др., 1988) свидетельствует о нескольких кратковременных перерывах осадконакопления, соответствующих неоднократным повышениям и понижениям уровня Онежского озера (Девятова, 1986). Если придерживаться расчетов Г. А. Панкрушева (1984) о скорости подъема северного берега Онежского озера, то слои

AT-возраста, расположенные сейчас на уровне 43—44 м, в те времена могли быть ниже на 3—5 м.[1] Поэтому в период самой значительной атлантической трансгрессии, датированной 5800 л. н. (по: Девятова, 1986), могли происходить периодические осушения дна озера, сложенного сапропелями. Это предположение подтверждается и незначительным приростом сапропеля — 0.41мм/год.[2] Подтверждение предположения о низком уровне воды в праозере *AT*-периода мы находим и в разрезе скважины *6* (рис. 5).

Транс-регрессивная деятельность Онежского озера в *SB*-периоде (по: Девятова, 1986) уже не столь откровенно сказывается на жизни болота. Суббореальный перерыв в осадконакоплении с 5000 до 2000 л. н., образовавшийся в результате существования внутриболотного озера, является следствием уже косвенного влияния колебаний уровня воды в Онежском озере. Те же логические построения, что и для *AT*-периода (по количественным значениям подъема берегов), показывают, что при суббореальных регрессиях, когда уровень Онежского озера падал очень значительно, дно вторичного озера было ниже своего современного положения: примерно 38—40 м по сравнению с 45 м. Значит, формирование внутриболотного озера произошло не иначе, как вследствие нарушения стока поверхностных вод с депрессии.

В начале суббореала, синхронном с довольно значительной трансгрессией, прирост торфа на примыкающих к озеру болотах происходил очень быстро (1.1 мм/год по сравнению со средним значением 0.51 мм/год). Позже, во время регрессии, высокие северные берега болота дренировались лучше, чем низкие южные. Поэтому в первом случае развивались в основном требовательные к проточности тростниково-осоковые и тростниковые сообщества, а во втором — осоково-сфагновые и осоково-гипновые. В *SB*-периоде уменьшался и прирост торфа — до 0.3 мм/год, что усугублялось сухим и теплым климатом в середине этого периода. Интересно, что хотя болото в суббореале находилось уже вне прямого влияния Онежского озера, время с максимальным приростом торфа достаточно четко сопоставляется с трансгрессией (4.7—4.0 тыс. л. н.), а уменьшение его — с регрессией. В *SA*-периоде после спуска внутриболотного озера в течение 1000 лет дно его интенсивно зарастало хвощевыми, а затем гипновыми сообществами. Огромный прирост торфа, достигающий здесь 1.7—2 мм/год, привел к быстрому выравниванию поверхности болота.

Заключение

Анализ хода сукцессионного процесса растительного покрова болот в голоцене в зоне прямого влияния деятельности крупного водоема свидетельствует об очень существенной его роли, выразившейся в частом прерывании континуального эндодинамического хода смен дискретными кратковременными эндодинамическими. Как правило, непосредственное влияние на растительность болот имели перепады базиса эрозии, вызванные в конечном счете транс-регрессионной деятельностью озера. В сухие полуциклы климата отчетливее проявлялись регрессии озера, в ответ на которые на болотах расселялись растительные сообщества, приспособленные к жизни при низких УГВ. Перерывы в торфонакоплении были следствием столь низкого стояния УГВ на болоте, что происходило разрушение (разложение) верхнего слоя торфа. Появление гидрофильных сообществ, отделенных резкой границей от психрофильных, могло происходить только вследствие «внезапного» повышения базиса эрозии территории, а затем и повышения УГВ на болотах, и наоборот.

---

[1] Побережье самого северного залива Онежского озера с мезолита поднялось на 10—17 м (по: Панкрушев, 1984).

[2] В других территориально близких разрезах, расположенных на более высоких гипсометрических отметках, вне влияния деятельности Онежского озера, в этом время сапропель прирастал со скоростью 1.5 мм/год.

Достаточно четко прослеживается чередование эндогенных и экзогенных смен, первые из которых отвечают коренным сообществам болот и господствуют на болотах значительно дольше вторых. После существенного сдвига в природной среде, откликом на который являются экзогенные смены (контактные уровни), ход развития может возвращаться к прерванной фазе (мезотрофной, олиготрофной) или резко переходить от одной фазы к другой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипин В. К. Структурно-функциональная организация верховых среднекарельских болот // Общие проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1986. Т. 1. С. 110—112. — *Бискэ Г. С.* Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. Петрозаводск: Петрозаводск. кн. изд-во, 1959. 305 с. — *Бискэ Г. С., Лак Г. Ц., Экман И. М.* Строение и история котловины Онежского озера. Петрозаводск: Петрозаводск. кн. изд-во, 1971. 73 с. — *Галкина Е. А., Козлова Р. П.* Принципы районирования болот // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Петрозаводск. кн. изд-во, 1971. С. 123—176. — *Девятова Э. И.* Природная среда и ее изменения в голоцене. Петрозаводск: Карелия, 1986. 107 с. — *Елина Г. А.* Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 156 с. — *Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И.* Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с. — *Елина Г. А., Юрковская Т. К.* Методы реконструкции водного режима болот голоцена // Методы исследования озерных отложений в палеоэкологических и палеоклиматических аспектах. Тез. докл. Вильнюс, 1986. С. 26—28. — *Земляков Б. Ф.* Четвертичная геология Карелии // Тр. Секции естественных и производительных сил Карельского научно-исследовательского института. 1936. С. 1—103. — *История* Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. Л.: Наука, 1990. 280 с. — *Квасов Д. Д., Кошечкин Б. И.* Геоморфология береговой зоны // История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. Л.: Наука, 1990. С. 83—85. — *Климанов В. А., Елина Г. А.* Изменение климата на северо-западе Русской равнины в голоцене // ДАН СССР. 1984. Т. 274. № 5. С. 1164—1167. — *Козлова Р. П.* Растительность и стратиграфия основных типов болот южной Карелии // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Петрозаводск. кн. изд-во, 1971. С. 73—94. — *Лукашов А. Д.* Новейшая тектоника Карелии. Л.: Наука, 1976. 108 с. — *Лукашов А. Д., Ильин В. А., Экман И. М.* Объяснительная записка к карте четвертичных отложений бассейна Онежского озера. Гос. рег. № 0187.0056284. Петрозаводск, 1989. 85 с. — *Марков К. К., Порецкий В. С., Шляпина Е. В.* О колебаниях уровня Ладожского и Онежского озер в послеледниковое время // Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода. 1934. Т. 4. С. 71—113. — *Медведева В. М.* Оценка современного состояния лесомелиоративного фонда в бассейне Онежского озера и влияние гидролесомелиорации на водный режим и качество воды рек и озер. Петрозаводск: Ин-т леса КНЦ АН СССР, 1990. 22 с. — *Молчанов И. В.* Онежское озеро. Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 207 с. — *Панкрушев Г. А.* Формирование берегов Онежского озера в голоцене // Археологические памятники бассейна Онежского озера в голоцене. Петрозаводск: Карелия, 1984. С. 5—17. — *Торфяные* месторождения Карельской АССР. М., 1979. 464 с. — *Шевелин П. Ф., Елина Г. А., Хомутова В. И., Арсланов Х. А.* Отражение колебаний уровенного режима Онежского озера в растительности и стратиграфии болота Разломное в голоцене // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск: Карелия, 1988. С. 39—59. — *Шнитников А. В.* Изменчивость общей увлажненности северного полушария // Зап. ВГО. Нов. сер. 1957. Т. 16. С. 1—357. — *Филимонова Л. В., Еловичева Я. К.* Основные этапы развития растительности лесов и болот в голоцене на территории заповедника «Кивач» // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск: Карелия, 1988. С. 94—109. — *Фиськов А. П.* К вопросу о бассейновом уровне организации в биосфере // Общие вопросы биогеоценологии. Тез. докл. II Всесоюз. совещ. М., 1986. Т. 1. С. 50—51. — *Экосистема* Онежского озера и тенденция ее изменения. Л.: Наука, 1990. 264 с. — *Юрковская Т. К.* Болота // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 300—345.

Институт биологии КНЦ АН СССР
Петрозаводск

Получено 24 IV 1991

SUMMARY

The geobotanical and palaeogeographic analysis of spatial and temporal dynamics of mire ecosystems in the Onega lake basin revealed their dependence on fluctuations of the lake level regime. The successional process of vegetation of mires located in the zone of the latest differentiated movements of land is represented by the combination of endogenous continual long-lived and exogenous short lived successinos. The latter are usually discrete in time and reflect environmental changes in Holocene. These changes are expressed here through transgressions and regressions of the lake, which are intencified or weakened by moist or dry climate correspondingly. The pattern of mire development in a zone of a direct influence of a large lake was elucidated using original methods of «contact levels» and «moisture index» of peat. These methods were used for dating of peat layers in absolute system of chronology and also for reconstruction of hydrological conditions of all vegetation successions in time. Our investigations proved that these methods can also be used for compiling chronostratigraphical schemes of mire development in Holocene for any regions, which are close to each other in their environmental conditions.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3 : 582.663

© 1992

Г. Б. Салахова, О. Г. Иванова, И. А. Чернов

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША, ЭНДОСПЕРМА И СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У *AMARANTHUS CRUENTUS* (*AMARANTHACEAE*) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

G. B. SALAKHOVA, O. G. IVANOVA, I. A. TCHERNOV. EMBRYO, ENDOSPERM AND SEED COAT DEVELOPMENT IN *AMARANTHUS CRUENTUS* (*AMARANTHACEAE*) UNDER INTRODUCTION CONDITIONS

У *Amaranthus cruentus* — амаранта багряного эндосперм нуклеарный. Клеткообразование начинается на стадии сердцевидного зародыша и завершается ко времени дифференциации его семядолей. По мере развития зародыша эндосперм постепенно поглощается растущим зародышем, и в зрелом семени от него остается лишь несколько клеточных слоев вокруг концов семядолей и корня. При развитии семени часть нуцеллуса поглощается зародышем, а оставшаяся часть превращается в перисперм. Зародыш развивается по Chenopodiad-типу, в зрелом семени имеет подковообразную форму и почти кольцом окружает перисперм. Семенная кожура состоит из одного слоя — трансформированного наружного слоя наружного интегумента, клетки которого пигментированы и имеют утолщения оболочки в виде направленных внутрь клетки гребней.

Сем. *Amaranthaceae* представлено 65 родами, включающими в себя 900 видов (Тахтаджян, 1966). Эмбриология этого семейства до настоящего времени изучена недостаточно. Из рода *Amaranthus* L. изучено всего 5 видов. K. Schnarf (1929) обобщил эмбриологическую литературу, относящуюся к семейству Амарантовых и вышедшую до 1931 г. Сюда были включены работы A. Braun (1860), A. Fischer (1880), L. Guignard (1882) и др. (цит. по: L. Kajale, 1940). Далее эмбриологические исследования по сем. *Amaranthaceae* стали пополняться. E. Woodcock (1931) изучил развитие семян у *Amaranthus caudatus* L. S. Naithani (1933) опубликовал статью о микро- и мегаспорогенезе у *Digera arvensis* Forsk. L. Kajale (1935) описал развитие женского гаметофита у *Alternanthera sessilis* R. Br. A. Joshi и L. Kajale (1937) исследовали развитие зародыша у *Alternanthera sessilis* и *Digera arvensis.* R. Soueges (1937) показал развитие зародыша у *Amaranthus retroflexus* L. Kajale (1940) подробно изучил эмбриологию у 6 видов, относящихся к 6 родам сем. *Amaranthaceae.*

В сводках G. Davis (1966) и В. А. Поддубной-Арнольди (1982) даны более обширные сведения по эмбриологии сем. *Amaranthaceae.* Г. И. Савина (1983) обобщила почти всю литературу, относящуюся к эмбриологии *Amaranthaceae.* Однако по *Amaranthus cruentus* L. эмбриологических данных вообще не имеется.

Материал и методика

Amaranthus cruentus L. — ценное кормовое растение. По содержанию белка и питательной ценности в 1.5—2 раза превосходит подсолнечник, кукурузу и другие традиционные кормовые культуры. В зерне и листьях амаранта содержатся белок, жир, крахмал, витамины, каротиноиды и ряд других веществ. По данным

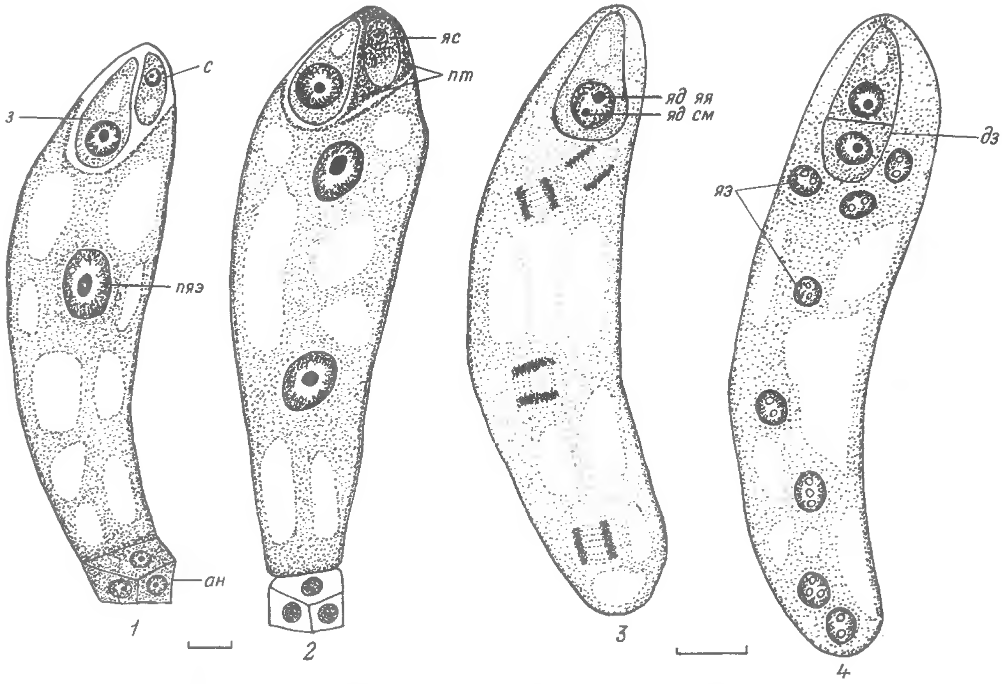


Рис. 1. Некоторые стадии развития эндосперма.

1—4 — объяснения в тексте. *з* — зигота, *с* — синергида, *пяэ* — первичное ядро эндосперма, *ан* — антиподы, *пт* — пыльцевая трубка, *яд яя* — ядрышко ядра яйцеклетки, *яд сп* — ядрышко ядра спермия, *яэ* — ядра эндосперма, *дз* — двуклеточный зародыш, *яс* — ядро синергиды. Масштабная линейка: *1*, *2* — 0.1; *3*,*4* — 0.02 мкм.

R. Saunders, K. Becker (1984), в белке амаранта лизина в 3 раза больше, чем в белке кукурузы.

В связи с перспективой культуры амаранта багряного, интродуцируемого в ТССР, как ценного кормового растения и для селекции перспективных форм данные по эмбриологии амаранта багряного будут чрезвычайно полезными.

A. cruentus — амарант багряный — однолетнее, раздельнополое, однодомное растение. Стебель прямой, ветвистый, красноватый, мясистый, бороздчатый, более 2 м выс. Корень стержневой, хорошо развитый, разветвленный. Листья длинночерешковые, продолговато-эллиптические или ромбически-яйцевидные, на верхушке острые, у основания клиновидные. Соцветие — сложная метелка, пурпурно-красноватая, ее ветви колосовидные, на верхушке соцветия острые, верхушечный колос меньше боковых или равен им. Цветки мелкие, с простым околоцветником из 5 ланцетных листочков и 5 тычинками. Завязь одногнездная, плод — односеменная коробочка, вскрывается крышечкой. Общий вес надземной части растения составляет обычно от 2 до 3 кг и более, причем на долю метелки приходится около 1 кг. Семена мелкие, вес 1000 шт. семян от 0.5 до 0.8 г.

A. cruentus интродуцируется в Ботаническом саду Казанского государственного университета (Высокогорский р-н ТССР), там и был собран материал для исследования. Фиксировали бутоны, цветки и плоды на разных стадиях развития в смеси Чемберлена. Материал обработан по общепринятой цитоэмбриологической методике. Срезы 10—20 ммк толщ. Препараты окрашивали гематоксилином по Деляфильду, в реактиве Шиффа по Фельгену с подкраской цитоплазмы лихтгрюном, затем просматривали под микроскопом МБИ-3, зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-7.

Развитие эндосперма, зародыша и семенной кожуры у *A. cruentus* исследуется впервые.

Результаты исследования

В завязи содержится одна крассинуцеллятная семяпочка, согласно классификации М. И. Савченко (1873), кампилотропная. Этот тип семяпочек описывается и для других видов рода *Amaranthus*. Так, например, Woodcock (1931) наблюдал такие семяпочки у *A. caudatus* L., а Kajale (1940) — у *A. viridis* L.

Нуцеллус семяпочки окружен 2 интегументами, каждый из которых состоит из 2 слоев клеток. Микропиле образуется только внутренним интегументом.

Развитие эндосперма. У амаранта багряного вторичное ядро перед оплодотворением располагается около яйцевого аппарата, под яйцеклеткой. Первичное ядро эндосперма — продукт слияния вторичного ядра зародышевого мешка со спермием. Оно перемещается несколько в сторону халазального конца (рис. 1, *1*) и почти без периода покоя приступает к делению. В результате деления образуются 2 дочерних ядра, в это время в зародышевом мешке антиподы дегенерируют (рис. 1, *2*). После очередного деления 2 ядер образуются 4 ядра эндосперма. На рис. 1, *3* показано синхронное деление 4 ядер эндосперма. К этому времени в ядре зиготы еще наблюдаются 2 ядрышка — ядрышко ядра спермия и ядрышко ядра яйцеклетки. Позднее они сливаются. На стадии 2-клеточного зародыша эндосперм обычно имеет 8, а иногда и 16 ядер, которые располагаются около зародыша и по всей длине зародышевого мешка в узком слое цитоплазмы, причем в каждом ядре эндосперма имеется по 2—3 ядрышка (рис. 1, *4*). Ко времени образования шарообразного зародыша большое количество ядер эндосперма располагается в микропилярной части зародышевого мешка, окружая зародыш. Во время ядерной стадии развития эндосперма ни разу не наблюдалось разновременного деления ядер, поэтому можно полагать, что все деления на этой стадии идут синхронно.

По нашим наблюдениям, клеткообразование начинается в эндосперме амаранта багряного на стадии сердечковидного зародыша и завершается во время дифференциации семядолей, что совпадает с наблюдениями Woodcock (1931) у *Amaranthus caudatus*. По мере развития зародыша эндосперм постепенно поглощается растущим зародышем, и ко времени созревания семени от него остается лишь несколько клеточных слоев вокруг концов семядолей и корня.

Развитие зародыша. У амаранта багряного в апикальном конце зиготы располагается ядро, а на ее базальном конце — вакуоль. По окончании периода покоя зигота приступает к делению; первое деление ядра зиготы сопровождается заложением поперечной перегородки, в результате чего образуются 2 клетки: меньшая — апикальная (*ca*) и бо́льшая — базальная (*cb*) (рис. 2, *1*). Далее апикальная и базальная клетки делятся также поперечно, образуя линейную тетраду из клеток *l*, *l'*, *m*, *ci* (рис. 2, *2*). На стадии 4-клеточного зародыша клетка *ci* снова делится поперечно (рис. 2, *3*), образуя клетки *n* и *n'*, которые дают начало подвеску. Затем в результате продольного деления клеток *l*, *l'* и поперечного деления клетки *m* образуется 8-клеточный зародыш из 6 ярусов (рис. 2, *4*).

R. Soueges (1937) изучил развитие зародыша у *Amaranthus retroflexus* L. и обнаружил 2 типа образования 8-клеточного зародыша: 1) клетка *l'* делится продольно, тогда 8-клеточный зародыш состоит из 6 ярусов; 2) клетка *l'* делится поперечно, тогда 8-клеточный зародыш состоит из 7 ярусов. В 1-м случае клетка *d*, производная базальной клетки, участвует в развитии тела зародыша, это соответствует Chenopodiad-типу. Во 2-м случае клетка *d* дает только клетки корневого чехлика. Такое развитие зародыша соответствует Solanad-типу. Таким образом, согласно Soueges, в зависимости от направления закладывающейся перегородки в клетке *l'* определяется ход развития зародыша, соответствующий тому или другому типу.

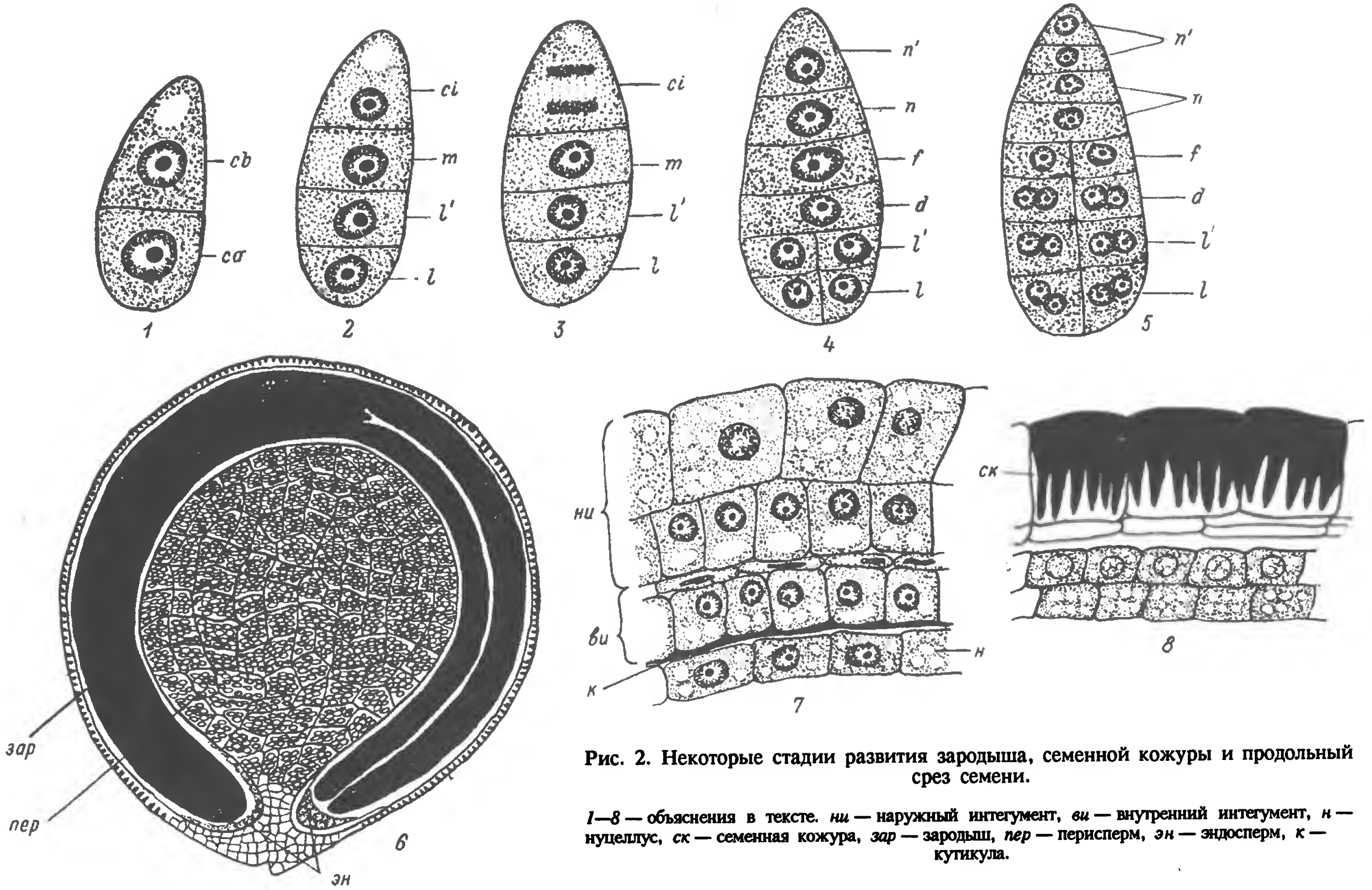


Рис. 2. Некоторые стадии развития зародыша, семенной кожуры и продольный срез семени.

1—8 — объяснения в тексте. *ни* — наружный интегумент, *ви* — внутренний интегумент, *н* — нуцеллус, *ск* — семенная кожура, *зар* — зародыш, *пер* — перисперм, *эн* — эндосперм, *к* — кутикула.

У амаранта багряного мы наблюдали 8-клеточный зародыш только из 6 ярусов, но не исключено, что у этого вида в некоторых случаях клетка *l'* может разделиться поперечной перегородкой, в результате чего возникает 8-клеточный зародыш из 7 ярусов клеток. Клетки *n* и *n'* делятся поперечно, образуя подвесок (рис. 2, *5*), а клетка *f* — продольно. Следующее деление клеток ярусов *l*, *l'* и *d* происходит путем заложения продольных перегородок. При дальнейшем делении клеток отделяется дерматоген, образуются плерома и периблема. Вскоре в 2 боковых участках нижнего яруса деление клеток становится более интенсивным, где в дальнейшем образуются семядоли, а в центре по продольной оси зародыша формируется центральный цилиндр корня. Когда формируется сердечковидный зародыш, подвесок становится коротким и во время дифференциации семядолей совсем исчезает. Развитие зародыша у амаранта багряного, по классификации K. Schnarf (1929) и D. Johansen (1950), следует отнести к Chenopodiad-типу, так как обе клетки (*ca* и *cb*) участвуют в образовании основных частей зародыша. Из клетки *l'* образуется нижняя часть гипокотиля, из клетки *d* — верхняя.

В зрелом семени зародыш имеет подковообразную форму, располагается по периферии и почти кольцом окружает перисперм (рис. 2, *6*).

По мере развития зародышевого мешка у амаранта багряного часть нуцеллуса превращается в перисперм. При этом клетки нуцеллуса постепенно заполняются крахмальными зернами, а также другими запасными веществами.

В семени амаранта багряного зародыш в процессе своего развития потребляет почти весь эндосперм, а перисперм остается неразрушенным. По-видимому, запасные вещества его расходуются во время прорастания семени. По классификации Е. С. Смирновой (1961), строение семени амаранта багряного можно отразить следующей формулой:

$$S = Em + End + Per + Testa,$$

где S — семя, Em — зародыш, End — эндосперм, Per — перисперм, Testa — семенная кожура.

Развитие семенной кожуры. Семенная кожура развивается из наружного интегумента. В процессе ее развития происходит трансформация, а затем дегенерация обоих слоев внутреннего и одного слоя наружного интегументов.

Этот процесс начинается с наружного слоя внутреннего интегумента, при этом дегенерирует протопласт, сплющиваются клетки и разрушаются их оболочки. На оболочке клеток внутреннего слоя внутреннего интегумента, примыкающих к зародышевому мешку, образуется кутикула (рис. 2, *7*), которая имеет значительную толщину. Несколько позже, чем клетки наружного слоя внутреннего интегумента, разрушаются клетки его внутреннего слоя.

Изменения в клетках наружного интегумента начинаются позже, чем в клетках внутреннего. Внутренний слой наружного интегумента дегенерирует, оболочки клеток наружного слоя сильно утолщаются, образуя гребневидные выросты, направленные внутрь клетки, пропитанные пигментом темно-бурого цвета. К моменту созревания семенная кожура состоит только из трансформированного наружного слоя наружного интегумента (теста) и остатков дегенерировавших клеток остальных слоев обоих интегументов (рис. 2, *8*).

Следовательно, семена амаранта багряного можно отнести к типу тестальных семян.

Таким образом, во время формирования зародыша и созревания семени происходят разрушения ряда тканей (эндосперма, части нуцеллуса, части интегументов), за счет которых питается развивающийся зародыш.

Семена *Amaranthus cruentus* представляют собой глянцеватую чечевичку темно-бурого или черного цвета. Пигменты, содержащиеся в кожуре, обусловливают окраску семян.

В результате наших исследований установлено, что развитие зародыша и эндосперма у амаранта багряного происходит нормально, без каких-либо отклонений, что обеспечивает хорошую всхожесть семян и позволяет эффективно размножать это ценное кормовое растение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 350 с. — *Савченко М. И.* Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. 104 с. — *Савина Г. И.* Семейство *Amaranthaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых (*Phytolaceaceae — Thymelaeaceae*). Л.: Наука, 1983. С. 47—49. — *Смирнова Е. С.* Способ сокращенной записи признаков внутреннего строения семян покрытосеменных растений // Бюл. Гл. бот. сада. М.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 47. С. 68—71. — *Тахтаджян А. П.* Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 608 с. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the angiosperms. N. Y.; London; Sydney, 1966. 528 p. — *Johansen D. A.* Plant embryology. Chronica Botanica. Waltham, 1950. 305 p. — *Joshi A. C., Kajale L. B.* Fertilization and seed development in *Amaranthaceae* // Proc. Indian. Acad. Sci. B. 1937. Vol. 5. N 3. P. 91—100. — *Kajale L. B.* The female gametophyte of *Alternanthera sessilis* // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1935. Vol. 2. P. 476—480. — *Kajale L. B.* A contribution to the embryology of the *Amaranthaceae* // Proc. Nat. Inst. Sci. India, 1940. Vol. 6. P. 577—625. — *Naithani S. P.* A contribution to the morphology of *Digera arvensis* // Bul. Acad. Sci. U. P. India, 1933. Vol. 3. N 2. P. 119—128. — *Saunders R. M., Becker K. Amaranthus*: a protential food, and feed resource // Adv. Cereal Sci. and Technol. st. pal. Minn. 1984. Vol. 6. P. 357—396. — *Schnarf K.* Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1929. 417 S. — *Soueges R.* Embryogenic des Amaranthacees. Developpement de l'embryon chez *l'Amaranthus retroflexus* L. // C. r. Acad. Sci. (Paris). 1937. T. 204. P. 892—894. — *Woodcock E. F.* Seed development in *Amaranthus caudatus* L. // Papers Mich. Asad. Sci. Arts and letters. 1931. Vol. 15. P. 173—178.

Ботанический сад
Казанского государственного университета

Получено 22 XI 1988

УДК 581.4+581.5:581.717

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 3

Б. Ж. Кульбаева

АНАТОМИЯ СЕМЯН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *SAXIFRAGACEAE*

B. G. KULBAEVA. SEED ANATOMY IN REPRESENTATIVES OF THE *SAXIFRAGACEAE* FAMILY

С помощью светового микроскопа исследованы семена 62 видов (17 родов) сем. *Saxifragaceae*. Семена камнеломковых разнообразны по форме, размерам и окраске; эндосперм морфологически однотипный; зародыши различаются размерами и формой семядолей; наблюдается единый план анатомического строения. Покровы семени состоят из тесты и тегмена. Клетки экзотесты очень многообразны и по структуре своей выполняют функцию механического слоя. Положение механического слоя определяет единый для семейства экзотестальный тип семени. У камнеломковых он характеризует группу высокого таксономического ранга — семейство. По доле участия тегмена в образовании семенной кожуры выделены 2 подтипа — экзотестально-эндотегминальный (роды *Astilbe* и *Rodgersia*) и собственно экзотестальный (все остальные исследованные роды). Подтип является диагностической характеристикой трибы. Группы признаков экзотесты (форма клеток, характер выростов наружной периклинальной стенки, утолщение стенок) могут использоваться для таксономии 13 из 17 исследованных родов. Установлена тенденция к образованию неровной (выпуклой или

вогнутой) поверхности наружной периклинальной стенки (НПС) клеток экзотесты. По структуре семян в семействе сочетаются признаки продвинутые и примитивные. Высказываются некоторые предположения о систематическом положении отдельных родов.

Семя, с которого начинается и которым кончается цикл развития растений, давно привлекало внимание ботаников как центр, где «перекрещиваются интересы самых разнообразных теоретических и практических дисциплин» (Цингер, 1958). Интерес к анатомии и морфологии семян имеет глубокие корни. В сводках J. Gaertner (1788—1789), а затем F. Netolitzky (1926) и E. Corner (1976) очерчен основной круг вопросов, подлежащих изучению в рамках сравнительной анатомии и морфологии. В них показано, что каждое семейство имеет свои отличительные признаки строения семени, семенной кожуры, эндосперма и зародыша. Corner (1976) приводит классификацию типов семян, в основе которой лежит приуроченность механического слоя к определенному слою семенных покровов. Морфологическая классификация семян A. Martin (1946) основана на размерах и положении зародыша относительно эндосперма и семени. В целом ряде частных исследований по анатомии и морфологии семени, проведенных за несколько последних десятилетий (Bouman, 1974), подтверждено значение анатомо-морфологического анализа для систематики и филогении отдельных семейств, а также таксонов более высокого или низкого уровня. Этим же целям отвечает сводка «Сравнительная анатомия» (1985, 1988). Структура семенных покровов, по мнению ряда ботаников (Netolitzky, 1926; Corner, 1976; Меликян, 1973а, б), является консервативной, что определяет ее использование в систематике таксонов разного уровня. К настоящему времени убедительно показана необходимость исследований анатомического строения семян всех растений (Netolitzky, 1926; Huber, 1961; Corner, 1976; Данилова и др., 1985). Данные такого рода и их использование для сравнительного анатомо-морфологического анализа семян дают большой материал и дополнительные диагностические признаки для систематики. Возможность получения таких признаков особенно важна для диагностики таксонов, объем и родственные связи которых остаются спорными. К числу последних относятся пор. *Saxifragales* и сем. *Saxifragaceae* s. str. (Krach, 1976; Капранова, Тихомиров, 1978). Объем порядка и семейства постоянно пересматривается (De Condolle, 1830; Lindley, 1836; Engler, 1891; Bessey, 1915; Cronquist, 1968; Тахтаджян, 1987). Семейство стало объектом исследования эмбриологов (Juel, 1907; Pace, 1912; Коробова-Семенченко, 1966, 1976а, б; Saxena, 1969, 1970), морфологов и анатомов (Watari, 1939; Metcalfe, Chalk, 1950; Morf, 1950; Klopfer, 1973; Bensel, Palser, 1975), цитологов (Schürhoff, 1925; Schoennagel, 1931; Hamel, 1951, 1953; и др.). Эти исследования проясняют многие вопросы, но, по мнению Н. Н. Капрановой и В. Н. Тихомирова (1978), общепринятой системы в настоящее время все еще нет, так как оценка уровней морфологической организации и степени специализации родов различна в разных системах и зачастую отражает лишь субъективную точку зрения автора; общим является лишь то, что комплекс камнеломковых является древним полиморфным и узловым типом.

Строение семян камнеломковых, и особенно его покровов, изучено мало, и полной характеристики семян в литературе нет. Приводятся данные о строении семязачатков некоторых видов рода *Saxifraga* (Pace, 1912; Saxena, 1970), видов *Tiarella cordifolia* (Herr, 1954) и *Chrysosplenium alternifolium* (Коробова-Семенченко, 1976б). В монографиях по систематике отдельных родов сем. *Saxifragaceae* характеристика семян ограничивается описанием цвета и формы, указанием их количества в плодах. C. Rosendahl et al. (1936), исследуя семена рода *Heuchera*, отмечают ценность признаков их морфологии, однако указывают лишь на размеры. H. Hara (1957) для рода *Chrysosplenium* дает морфологическую харак-

Таксоны	Место сбора и источник получения материала
Сем. *Saxifragaceae* Juss.	
Saxifraga L.	
S. nudicaule D. Don	Сибирь (герб., № 1086)
S. dahurica Willd.	Чита (герб., № 468)
S. tenuis (Wahlenb) H. Sm.	Пол. Урал (герб., г. сб. 1965)
S. flagrans H. Sm.	Китай (герб., без №)
S. rotundifolia L.	Кавказ (герб., без №)
S. cymbalaria L.	Ср. Азия (герб., № 1094)
S. caespitosa L.	Пол. Урал (герб., № 340)
S. cartilaginea Willd.	Кавказ (горки)
S. cotyledon L.	Альпы (горки)
S. paniculata Mill.	» »
S. oppositifolia L.	Сибирь (герб., № 336)
Chrysosplenium L.	
Ch. ovalifolium M. Bieb.	Япония (герб., № 136)
Ch. nudicaule Bunge	Сибирь (герб., № 511)
Ch. tetrandrum Th. Fries	Сибирь (герб., г. сб. 1913)
Ch. peltatum Turcz.	Сибирь (герб., № 8294)
Ch. alternifolium L.	Сибирь (г. сб. 1966)
Ch. oppositifolium L.	Музей
Ch. delavaya Franch.	Китай (герб., № 486)
Ch. baicalense Maxim.	Сибирь (герб., без №)
Ch. grayanum Maxim.	Япония (герб., № 522)
Ch. pseudofauriae Lév.	Сибирь (герб., № 460)
Ch. ecinus Maxim.	Япония (герб., № 6423)
Ch. fauriae Franch.	Япония (герб., № 9621)
Ch. discolor Franch.	Япония (герб., № 264)
Ch. villosum Franch.	Китай (герб., № 123)
Ch. album Maxim.	Япония (герб., № 6476)
Ch. flagelliferum Fr. Smidt.	Маньчжурия (герб., без №)
Heuchera L.	
H. hispida Hook.	Орегон (музей)
H. pubescens Pursh.	Сев. Америка (горки)
H. richardsonii R. Br.	» »
H. cylindrica Dougl. Br.	Колумбия (горки)
Tolmiea Torr. et Gray	
T. menziesii Torr. et Gray	Сев. Америка (герб., г. сб. 1883)
Mitella L.	
M. diphylla L.	Канада (общ. герб., без №)
M. nuda L.	Канада (герб., № 11550)
M. japonica Sib. et Zukk.	Япония (герб., № 119)
M. pentandra Hook	Сев. Америка (герб., № 5)
Lithophragma Torr. et Gray	
L. affine A. Gray	Южн. Америка (герб., № 274)
L. heterophyllum Torr. et Gray	Южн. Америка (герб., без №)
L. tenellum Nutt. it Torr et Gray	Сев. Америка (герб., без №)
L. cymbalaria Torr. et Gray	Южн. Америка (герб., № 57)
Tellima R. Br.	
T. grandiflora R. Br.	Аляска (герб., № 149)
Tiarella L.	
T. cordifolia L.	Сев. Америка (г. сб. 1927)
T. unifoliata Hook.	Калифорния (герб., № 4753)
T. trifoliata L.	Канада (герб., № 31505)
T. laciniata Hook	Аляска (герб., № 131)

Продолжение таблицы

Таксоны	Место сбора и источник получения материала
T. polyphylla D. Don	Непал (герб., № 89)
Bergenia Moench.	
B. crassifolia (L.) Fritisch	Гималаи (герб., № 3549)
B. delavaya (Franch) Engl.	Гималаи (горки)
B. strachei Engl.	» »
Boykinia Nutt.	
B. aconitifolia Nutt.	Сев. Америка (общ. герб.)
B. lycoctonifolia Engl.	Япония (герб., без №)
B. major Gray	Сев. Америка (герб., без №)
B. elata Greene	Канада (герб., № 72079)
Suksdorfia A. Gray	
S. violaceae A. Gray	Орегон (герб., без №)
Bolandra A. Gray	
B. oregana Watson	Сев. Америка (герб., без №)
Zahlbrucknera Rchb.	
Z. paradoxa Rchb.	Австрия (герб., № 616)
Peltoboykinia (Engl.) Hara	
P. tellimoides Engl.	Япония (кит. герб., № 21/8)
Astilbe Buch. Ham. ex D. Don	
A. chinensis Franch. et Savat.	Маньчжурия (герб., № 3743)
A. japonica (Morr. et Deche) A. Gray	Филиппины (общ. герб., № 14294)
A. decandra D. Don	Сев. Америка (герб., № 6)
Rodgersia A. Gray	
R. podophylla A. Gray	Корея (кит. герб., без №)
Astilboides Engl.	
A. tobularis Engl.	Гималаи (горки)

Примечание. Обозначения: общ. герб. — общий гербарий; кит. герб. — китайский гербарий; г. сб. — год сбора гербария.

теристику семени с указанием формы, размеров, цвета; приводит рисунки семян, сделанные с помощью лупы, для некоторых видов — рисунки парадермальных срезов семени. Собственно анатомическое описание семени приводится для *Lithophragma affine* (Taylor, 1965). J. Krach (1976) делает попытку применения анатомической характеристики семян для определения взаимосвязи между родами энглеровского сем. *Saxifragaceae* и основных линий эволюции в пор. *Rosales*; он приводит характеристику общего плана строения семени для ряда родов. Оговаривая недостаточность исследованного материала, автор делает вывод о диагностической ценности признаков строения семян. Имеющиеся сведения о структуре семян отрывочны, вследствие этого не вызывает сомнения необходимость более детального изучения структуры семян камнеломковых.

Материал и методика

Семена (62 видов из 17 родов) для исследования получены из коллекций отдела Ботанический сад (открытый грунт, горки), гербария, Ботанического музея Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Список исследованных видов с указанием места сбора и источника получения приведен в таблице.

Сухие семена для анатомических срезов предварительно размягчали в смеси спирт—глицерин—вода (1 : 1 : 1), свежесобранные семена фиксировали в FAA. Срезы 5—8 мкм толщ. готовили на замораживающем микротоме и окрашивали JKJ, суданом-III, флороглюцином $^{+}$HCl (Прозина, 1960; Фурст, 1979). Исследование проводили под световым микроскопом МББ-1А; рисунки изготавливали с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования

Семена камнеломковых у большинства представителей семейства очень мелкие (от 0.3 до 1 мм), лишь у *Bergenia* достигают 2—2.5 мм дл. Форма семян разнообразна, но наиболее часто встречается шаровидная (рис. 1, *1а*, *1б*), округло-овальная (рис. 1, *2а*, *2б*), пятиугольно-овальная (рис. 1, *3а*, *3б*), овально-эллипсоидальная (рис. 1, *4а*, *4б*), округло-узко-эллипсоидальная (рис. 1, *5а*, *5б*), многогранная (рис. 1, *6а*, *6б*), веретеновидная (рис. 1, *7а*, *7б*). Последняя образуется в результате вытягивания микропилярного и халазального концов семени.

Многообразие формы семени увеличивается за счет рафе, который, как правило, хорошо выражен, с дифференцированным проводящим пучком, тянущимся от рубчика до халазы (рис. 1, *5а*). Форма рафе может быть в виде киля (рис. 2, *1*, *2*), ребра (рис. 2, *3*, *4*); рафе может быть слабо выражен или не выражен совсем. Гистологическое строение рафе также различно (рис. 2, *1—4*). У некоторых видов часть его тканей заполняется танинами и образует группы плотно сомкнутых прозенхимных или рыхло лежащих паренхимных клеток. Рубчик расположен на одном конце с микропиле, рядом или на расстоянии. На халазальном конце семени у некоторых видов обнаруживается гипостаза с опробковевшими толстостенными клетками (рис. 2, *5*).

Крупноклеточный эндосперм с целлюлозными стенками содержит масла и окружает зародыш 4—5 слоями клеток. Нуцеллус сохраняется в области микропиле в виде 1—2 слоев перемятых клеток (*Saxifraga, Heuchera, Mitella, Tellima*) или отсутствует (*Chrysosplenium, Lithophragma, Tiarella, Boykinia*). Зародыш прямой, осевой, линейный (Martin, 1946), состоит из семядолей, гипокотиля, корешка с прокамбиальными тяжами. По нашим данным, меристема почечки не дифференцирована или слабо дифференцирована. С. Н. Коробова (1985) не отмечает наличия почечки, хотя, по данным Krach (1976), она есть и имеет вид шишечки. Семядоли хорошо развитые, прямые (рис. 2, *6*), выгнутые (рис. 2, *7*), расходящиеся под углом (рис. 2, *8*, *9*), или слабо развитые (рис. 2, *10*, *11*). Длина семядолей относительно длины зародыша варьирует от 1/14 у *Tiarella* и 1/10 у *Chrysosplenium* до 1/2 у *Bergenia*, однако у большей части родов она составляет 1/3—1/4 часть. Размеры зародыша относительно объема эндосперма (Martin, 1946) значительно меньше 1/4, меньше 1/4 или равняются 1/4. Длина зародыша относительно длины семени, по нашим данным, колеблется от 1/4 у *Chrysosplenium*, 1/2 у *Saxifraga, Heuchera, Tolmiea* до 2/3 у *Bergenia*. Бóльшая часть представителей камнеломковых имеет семена со скульптурированной поверхностью; семена также могут быть гладкими, блестящими или матовыми. Покровы семян содержат танины, обусловливающие их окраску от светло-коричневого цвета до почти черного; цвет семян может быть красно-кирпичным или густо-малиновым.

Семенная кожура камнеломковых формируется из 2 2-слойных интегументов, степень сохранности которых в зрелом семени различна. У всех родов наружный интегумент дифференцируется в экзотесту: эндотеста у отдельных родов представлена четко, у других от нее остается светлый слой клеток, деформированных в разной степени. Внутренний интегумент представлен

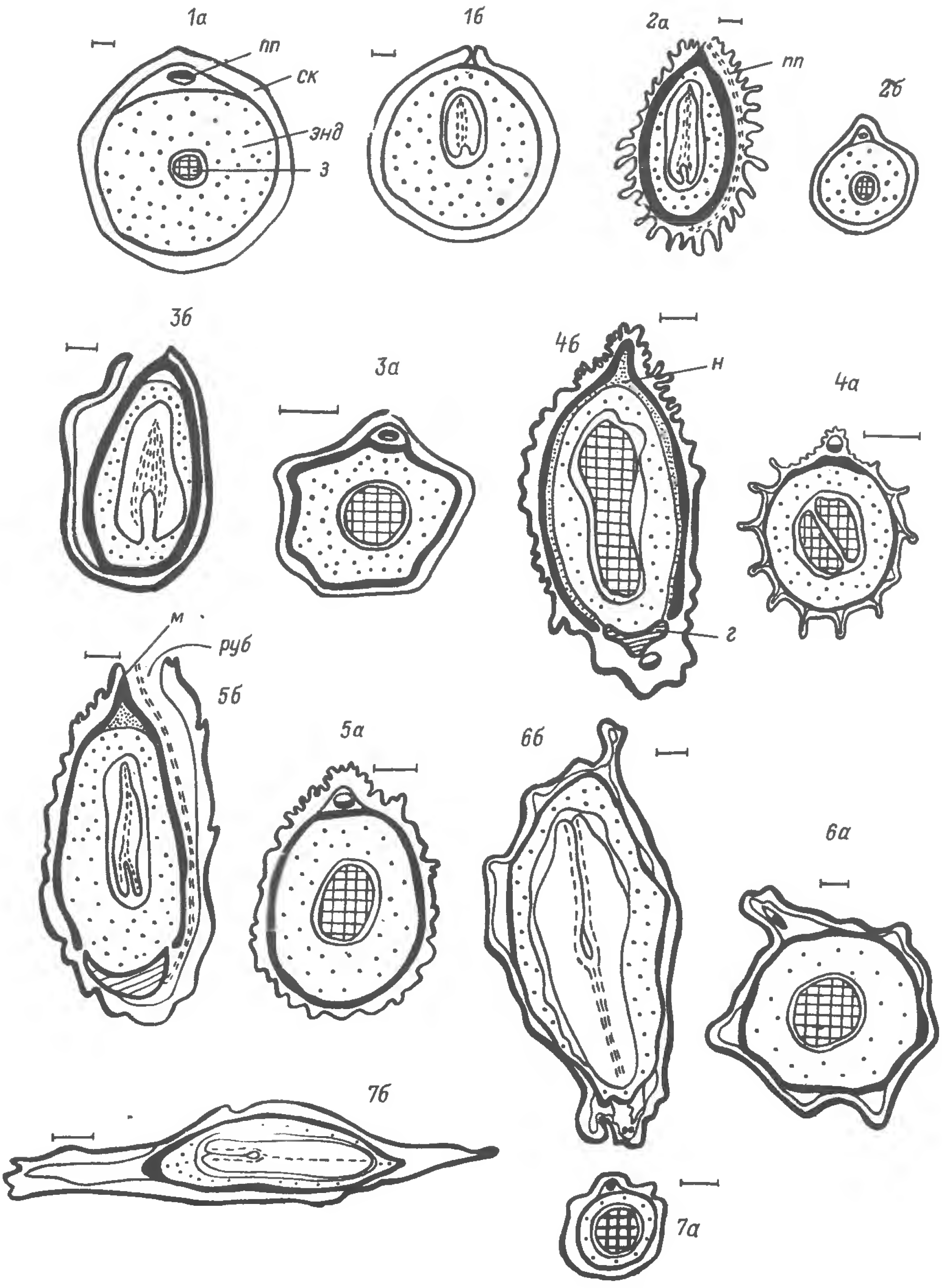


Рис. 1. Схемы поперечного (*1а—7а*) и продольного (*1б—7б*) срезов зрелого семени *Chrysosplenium valdivicum* (*1а, 1б*), *Heuchera cylindrica* (*2а, 2б*), *Boykinia major* (*3а, 3б*), *Saxifraga paniculata* (*4а, 4б*), *Tellima grandiflora* (*5а, 5б*), *Bergenia delavaya* (*6а, 6б*), *Astilbe japonica* (*7а, 7б*).

Масштабная линейка — 0.1 мм. Обозначения: *пп* — проводящий пучок, *ск* — семенная кожура, *энд* — эндосперм, *з* — зародыш, *г* — гипостаза, *м* — микропиле, *руб* — рубчик, *н* — нуцеллус, *ок* — опробковевшие клетки гипостазы.

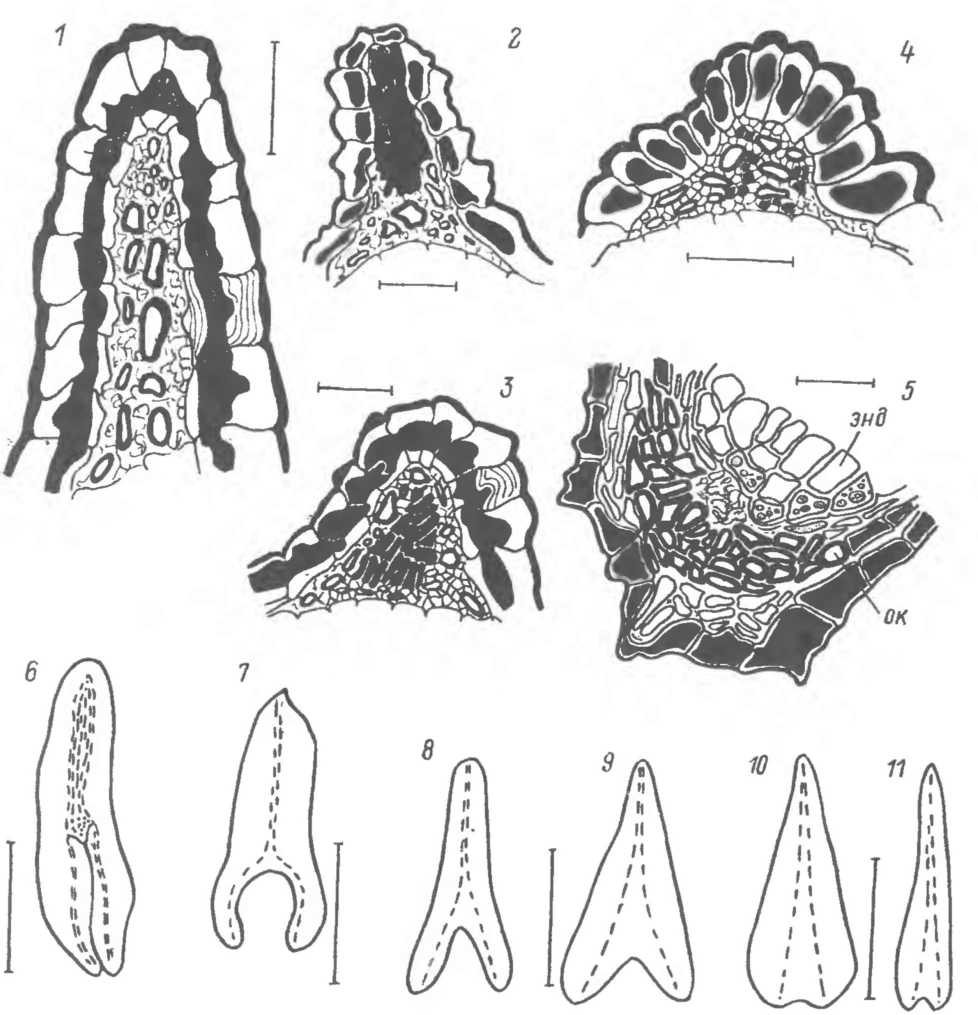


Рис. 2. Строение рафе (поперечный срез): *Saxifraga paniculata* (*1*), *S. nudicaule* (*2*), *Mitella diphylla* (*3*), *Tellima grandiflora* (*4*); фрагмент строения халазального конца семени *Saxifraga paniculata* (*5*); строение зародышей на продольном срезе, схема: *Bergenia delavaya* (*6*), *Saxifraga paniculata* (*7*), *Chrysosplenium alternifolium* (*8*), *Lithophragma heterophylla* (*9*), *Tiarella cordifolia* (*10*), *T. trifoliata* (*11*).

Обозначения: *энд* — эндосперм, *ок* — опробковевшие клетки гипостазы. Масштабная линейка: *1—5*, *7—11* — 0.05; *6* — 0.1 мм.

только эндотегменом (отсутствует у *Astilboides*) (рис. 3, *1*); экзотегмен сминается.

Для семейства характерна специализация клеток экзотесты: образование разных по форме выростов НПС, утолщение клеточных стенок, пропитывание их, а также клеточных полостей танинами, что придает им функцию механической защиты. Следуя классификации семян Corner (1976), в основе которой лежит происхождение механического слоя, семена камнеломковых можно отнести к экзотестальным. Однако доля участия тегмена в образовании покровов семени у родов различна и иногда существенна. Вследствие этого мы выделяем 2 подтипа семенной кожуры: 1) участие экзотесты и эндотегмена в образовании покровов приблизительно одинаковое (семена можно охарактеризовать как экзотестально-эндотегминальные) (*Astilbe*, рис. 3, *2*;

"

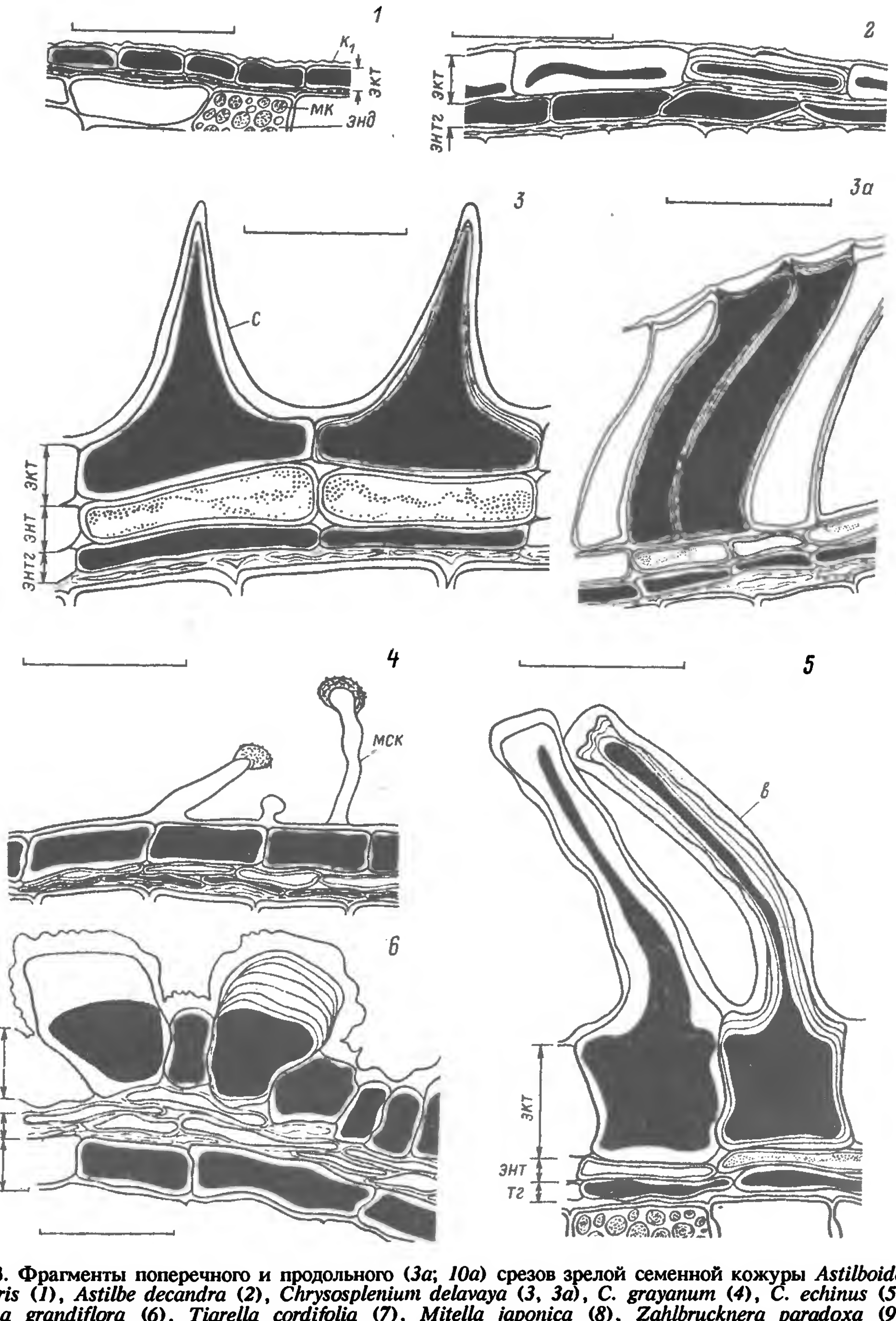


Рис. 3. Фрагменты поперечного и продольного (*3а*; *10а*) срезов зрелой семенной кожуры *Astilboides tobularis* (*1*), *Astilbe decandra* (*2*), *Chrysosplenium delavaya* (*3*, *3а*), *C. grayanum* (*4*), *C. echinus* (*5*), *Tellima grandiflora* (*6*), *Tiarella cordifolia* (*7*), *Mitella japonica* (*8*), *Zahlbrucknera paradoxa* (*9*), *Saxifraga nudicaule* (*10*, *10а*), *S. paniculata* (*11*), *S. cartilaginea* (*12*), *S. tenuis* (*13*), *Boykinia aconitifolia* (*14*).

Черным цветом обозначены полости клеток; на отдельных рисунках, кроме полости, зачернена наружная кутикула — $к_1$. Обозначения: *экт* — экзотеста, *энт* — эндотеста, *энтг* — эндотегмен, *н* — нуцеллус, *энд* — эндосперм, *дс* — деформированный слой, *с* — сосочек, *в* — волосок, *ш* — шип, *б* — бугорок, *мск* — микрососочек, *пк* — полость клетки, *мк* — маслянные капли, $к_1$ — наружная кутикула. Масштабная линейка: *1*, *3—5*, *3а* — 0.05; *2*, *6—10*, *10а*, *11—14* — 0.03 мм.

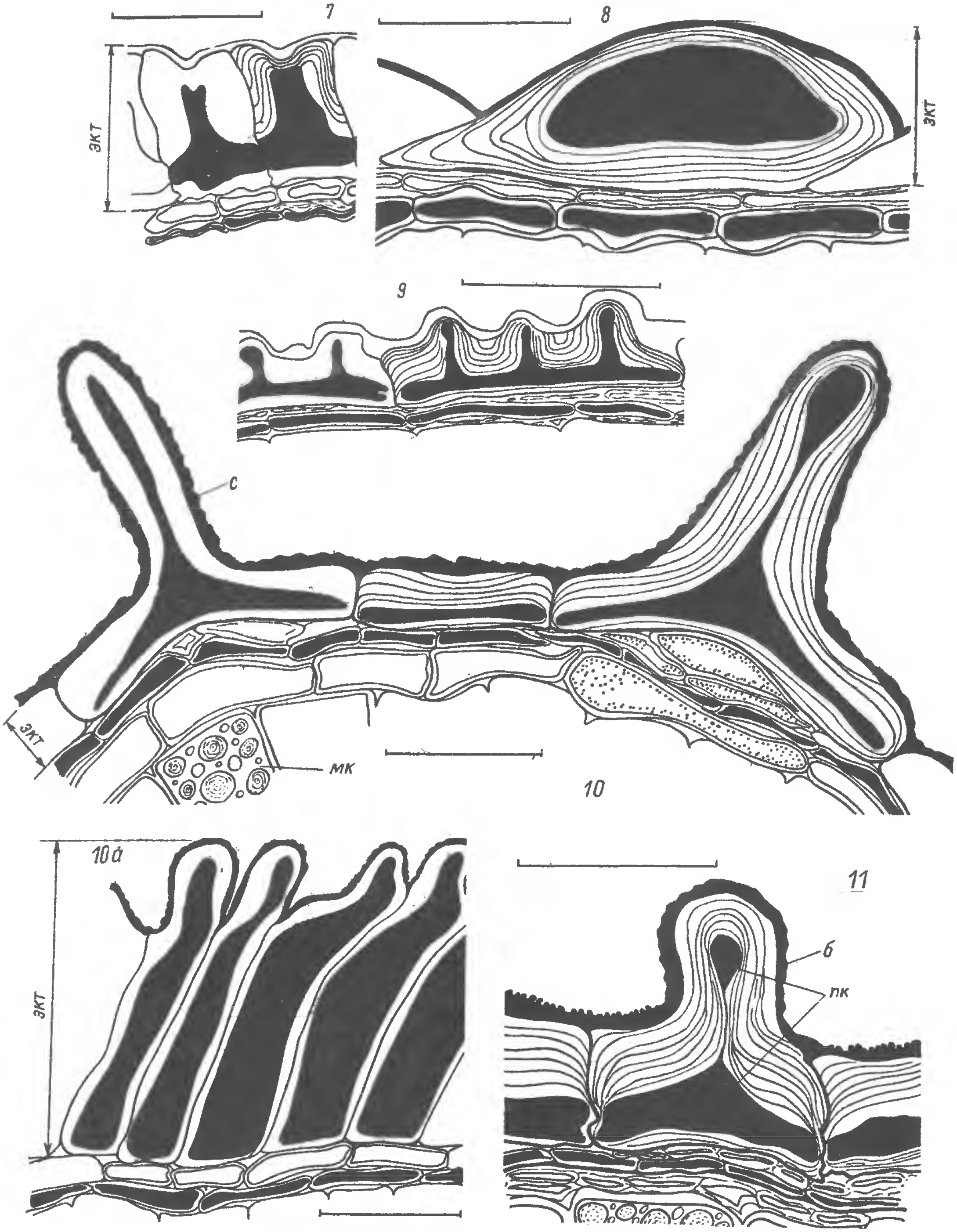


Рис. 3 (*продолжение*).

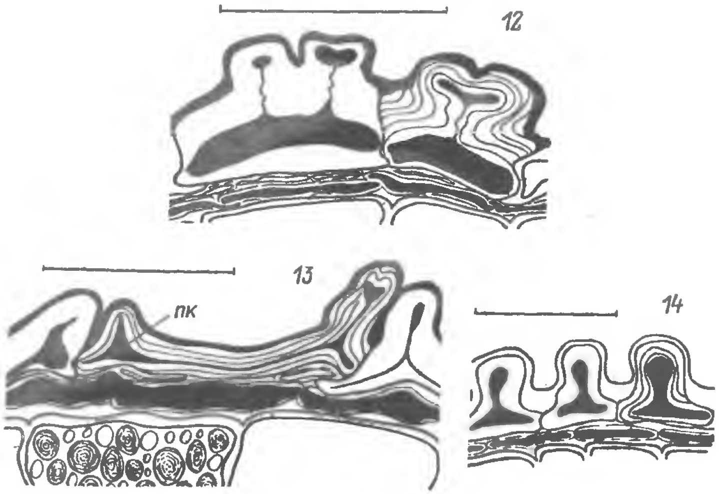


Рис. 3 (*продолжение*).

Rodgersia); 2) доля участия эндотесты и эндотегмена в формировании семенной кожуры мала (семена можно охарактеризовать как экзотестальные; все остальные исследованные роды).

Число слоев и их сохранность в семенной кожуре у представителей, относящихся ко 2-му подтипу (собственно экзотестальному), могут быть различными. Хорошо сохраняется клеточное строение экзотесты, эндотесты и эндотегмена у родов *Chrysosplenium, Tiarella, Mitella, Tellima* (рис. 3, *3—8*); экзотесты и эндотегмена — у родов *Saxifraga, Boykinia, Bergenia, Suksdorfia, Zahlbrucknera* (рис. 3, *9—14*).

Характер и степень сохранности экзотесты, эндотесты и экзотегмена колеблются как у отдельных родов семейства, так и внутри рода. Экзотеста развита всегда хорошо. Клетки эндотесты на поперечном и продольном срезах таблитчатые или узкие, тангенциально вытянутые, с незначительно по сравнению с экзотестой равномерно утолщенными неслоистыми стенками; могут сохранять клеточное содержимое (рис. 3, *3—5*) или быть без него (рис. 3, *6*), но всегда без танинов. Деструкция эндотесты ограничивается разрушением клеточных стенок или продолжается до превращения ее в светлый бесструктурный слой. Эндотегмен разрушению практически не подвержен: изменяются лишь форма и размеры его клеток — от таблитчатых тангенциально вытянутых до очень узких в виде полосок с равномерно утолщенными стенками; полости клеток пропитаны танинами, клеточные стенки бесцветные. Из кутикул у всех родов в зрелом семени сохраняется только наружная.

Клетки экзотесты характеризуются большим разнообразием формы и размеров, но всегда крупнее клеток эндотесты и эндотегмена. У многих чётко различаются основание и верхняя часть клетки, образующая выросты выпячивания наружной периклинальной стенки. Основания клеток экзотесты могут быть тангенциально и радиально вытянутыми, кубическими. Стенки слоистые, утолщенные, своеобразно окрашенные танинами: окраска вокруг полостей светлее, чем на периферии. Характер и степень утолщений различны у родов и видов: наружная периклинальная стенка утолщена, как правило, сильнее, чем антиклинальные стенки (АС) и внутренняя периклинальная (рис. 3, *10—12, 14*; *Saxifraga, Chrysosplenium, Boykinia, Suksdorfia*). Но утолщения стенок могут быть и иными (рис. 3, *4, 7, 9*). Наружная и внутренняя периклинальные стенки толще антиклинальных (*Mitella, Bergenia*); верхняя часть антиклинальных и наружная периклинальная стенки утолщены сильнее (*Tiarella*); наружная периклинальная стенка утолщена сильно и неравномерно, из-за чего полость принимает форму буквы Ш (*Zahlbrucknera*).

Разнообразие морфологии клеток экзотесты создается также за счет формы наружной периклинальной стенки, которая может быть ровной, без выростов (рис. 3, *1*, *2*), выпуклой, с равномерно утолщенными стенками (рис. 3, *8*), значительно вытянутой радиально с образованием разных выростов: бугорка (высота выроста НПС меньше высоты основания клетки, утолщения стенок неравномерные; рис. 3, *11*), сосочка (по высоте вырост НПС равен высоте основания клетки; рис. 3, *3*), шипа (высота выроста НПС больше высоты основания в 2 раза), волоска (высота выроста НПС значительно больше высоты основания, утолщения стенок равномерные; рис. 3, *5*). Наружная периклинальная стенка может быть вогнутой: западание полное до соединения с внутренней периклинальной стенкой (рис. 2, *5*) или очень незначительное в виде ямки в центре клетки (рис. 3, *7*).

Характерной чертой сем. *Saxifragaceae* является мощное отложение кутикулы на поверхности клеток экзотесты, которая может откладываться ровным слоем (рис. 3, *3*) или складками (рис. 3, *10*). У видов рода *Chrysosplenium* она образует выросты-микрососочки (рис. 3, *4*). Эти выросты не имеют полостей и не соединяются с полостью клетки. K. Kaplan и M. Stromschneider (1984) считают, что выросты являются «краевым выступом периклинальных стенок», что, согласно нашим данным по изученным видам рода *Chrysosplenium*, не подтверждается.

Обсуждение

Семена камнеломковых при большом разнообразии морфологии (форма и размеры семян, форма и размеры зародыша) и анатомии покровов имеют единый план строения. Они мелкие, многочисленные, окрашенные танинами, имеют форму от шаровидной до веретеновидной. Рубчик на одном конце с микропиле. На форму семени оказывает влияние рафе. Поверхность либо скульптурированная, либо гладкая, матовая или блестящая. Семенная кожура состоит из тесты и тегмена. Более разнообразна по строению экзотеста. Из кутикул в зрелом семени сохраняется наружная, которая хорошо выражена и придает дополнительную скульптурированность поверхности семени. Питательная ткань представлена крупноклеточным, маслянистым эндоспермом, с толстыми стенками. Зародыш прямой, осевой, состоит из семядолей, гипокотиля и корешка; почечка может быть либо дифференцированной, либо нет. Различаются зародыши по длине и форме семядолей. Семенная кожура дифференцируется из 2 2-слойных интегументов и в зрелом семени содержит тесту и тегмен. Теста состоит из экзотесты и эндотесты, тегмен — из эндотегмена; экзотегмен сминается в процессе развития. Из слоев семенной кожуры самым значительным по удельному весу является экзотеста. Ее клетки имеют разнообразные выросты наружной периклинальной стенки, утолщения стенок покрыты толстым слоем наружной кутикулы, а также пропитаны танинами. Все это придает ей функцию механического слоя, и, следовательно, семена камнеломковых можно назвать экзотестальными. Однако роды существенно различаются по доле участия тесты и тегмена в формировании покрова семени. Нами выделены 2 подтипа семенной кожуры — экзотестально-эндотегминальный (роды *Astilbe* и *Rodgersia*) и собственно экзотестальными (все остальные исследованные роды). Такое деление камнеломковых по структуре покрова семени совпадает с выделением в семействе 2 триб — *Astilbeae* и *Saxifrageae* (Тахтаджян, 1987). Экзотестально-эндотегминальная семенная кожура характерна для представителей трибы *Astilbeae*, куда относятся *Astilbe* (рис. 3, *2*) и *Rodgersia*; собственно экзотестальная — для трибы *Saxifrageae*, включающей остальные исследованные роды. Положение рода *Astilboides* дискуссионно, вследствие того что по структуре покровов он не может быть отнесен ни к трибе *Astilbeae*, ни к трибе *Saxifrageae*, так как семенная кожура у него представлена лишь экзотестой, клетки которой не образуют выростов наружной периклинальной стенки, последние слабо утолщены, и слой наружной кутикулы слабо выражен (рис. 3, *1*). Скорее всего, вместе с родом *Peltiphyllum* он образует сем. *Peltiphyllaceae* (Krach, 1976). Таким образом, данные анатомии покровов не подтверждают сходства родов *Astilbe, Rodgersia, Astilboides*.

Также не подтверждается различие между родами *Zahlbrucknera* и *Saxifraga*: анатомически семена их совершенно тождественны (*Zahlbrucknera*, бывший *Discogyne*, был выделен из рода *Saxifraga*, и анатомически семена его идентичны *Saxifraga cartilaginea*).

Диагностическое значение признаков структуры покровов камнеломковых распространяется на группы более низкого таксономического ранга. Для 13 из 17 исследованных родов выделяются группы признаков экзотесты, по которым роды четко различаются. Для рода *Tiarella* (рис. 3, *7*) характерны радиально вытянутые клетки экзотесты, отсутствие утолщений в нижней части антиклинальных стенок и «слияние» клеточных полостей, содержащих танины, в сплошную красно-кирпичную полосу, провисание наружной периклинальной стенки в центре с образованием ямки; для рода *Boykinia* (рис. 3, *14*) — неравномерное и сильное развитие наружной кутикулы, особенно между бугорками наружной периклинальной стенки, из-за чего границы клеток с поверхности не видны; для родов *Heuchera* и *Tolmiea* (Кульбаева, 1988) — образование на антирафе клеток с выростами наружной периклинальной стенки, отличающихся от таковых на остальной поверхности семени; для родов *Astilbe* и *Rodgersia* — значительно более сильное, чем у других родов, вытягивание в тангенциальном направлении клеток экзотесты, отсутствие выростов наружной периклинальной стенки и равномерное утолщение всех стенок.

Для родов *Saxifraga* и *Chrysosplenium* эти признаки варьируют сильнее, поэтому выделение диагностических признаков возможно только для групп видов (секций, серий). У представителей рода *Chrysosplenium* всего один признак экзотесты, присущий только этому роду, — формирование очень толстого слоя кутикулы на поверхности экзотесты с выростами-микросососочками, встречающимися у 70% представителей; их форма, размеры и число различны у разных видов. Развитие мощного слоя кутикулы с выростами связано с особенностями биологии и экологии представителей рода *Chrysosplenium* и, вероятно, является диагностическим признаком рода, подтверждающим обособленность при несомненной, однако, принадлежности его к семейству, о чем свидетельствует экзотестальный тип семени. Этот вывод из данных анатомии семян подтверждается сведениями по морфогенезу цветка (Klopfer, 1973), биохимическому составу (Jay, 1970), строению устьиц (Gorenflot, 1971), эмбриогенезу (Kaplan, 1976), цитологии (Schoennagel, 1931), что свидетельствует о принадлежности рода *Chrysosplenium* к сем. *Saxifragaceae*, но ставит его в особое положение.

Из исследованных нами 17 родов 5 имеют ровную наружную периклинальную стенку, 2 — вогнутую, а у 10 родов — НПС с выростами, т. е. в семействе преобладает тенденция к образованию неровной поверхности (70%). В результате неравномерного и сильного утолщения стенок и тенденции к вытягиванию клеток экзотесты в радиальном направлении значительно увеличиваются размеры экзотесты по сравнению с другими слоями семенной кожуры, которая получает функцию механического слоя. По мнению Netolitzky (1926) и Corner (1976), неравномерное утолщение стенок экзотесты и преобладание клеток с выростами НПС являются признаками продвинутыми. Эволюция экзотесты камнеломковых шла по двум направлениям: у большинства родов и видов наблюдается тенденция к развитию выпуклой НПС с дальнейшим образованием выростов — бугорков, сосочков, шипов и волосков, у остальных происходит формирование вогнутой НПС, вплоть до полного ее западания с образованием ячеистой структуры поверхности. Исходной, характерной для примитивных семян, по Netolitzky (1926), была ровная, умеренно утолщенная и покрытая тонкой кутикулой наружная стенка эпидермальных клеток, что соответствует семени рода *Astilbe*; ее производные — клетки с утолщенными стенками, НПС вогнутая, иногда до полного западания (виды родов *Saxifraga, Tiarella*), или образует выросты (большинство родов). Таким образом, у камнеломковых в строении покровов встречаются признаки и продвинутые, и примитивные.

Результаты позволяют говорить о том, что для камнеломковых в объеме семейства, предложенном Тахтаджяном (1987), характерен общий план строения семян. Различие проявляется в разнообразии внешней морфологии (форма, размеры и цвет семян), в форме и размерах зародыша. При едином плане строения покровов экзотеста отличается как по удельному весу, так и по многообразию формы клеток и выполняет функцию механического слоя. Следовательно, семена камнеломковых являются экзотестальными. Число слоев в семенной кожуре, степень их облитерации различны у разных родов и позволяют выделить 2 подтипа покровов, которые могут использоваться как признак, характеризующий трибу. Группа признаков экзотесты — форма клеток, характер выростов наружной периклинальной стенки, утолщения стенок и др. — является диагностической для 13 из 17 исследованных родов.

Строение покровов семян камнеломковых свидетельствует об естественности сем. *Saxifragaceae* в объеме, предложенном Тахтаджяном (1987).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилова М. Ф. Введение // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 3—5. — *Капранова Н. Н., Тихомиров В. Н.* О системе и филогении семейства камнеломковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 2. С. 108—120. — *Коробова С. Н.* Семейство *Saxifragaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых. *Brunelliaceae—Tremandraceae*. Л.: Наука, 1985. С. 26—29. — *Коробова-Семенченко Л. В.* К эмбриологии семейства *Saxifragaceae* Juss. II. Развитие эндосперма, зародыша и формирование семени *Bergenia crassifolia* (L.) Fritisch. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 2. С. 64—69. — *Коробова-Семенченко Л. В.* К эмбриологии семейства *Saxifragaceae*. IV. Мегаспорогенез, развитие женского гаметофита, эндосперма и зародыша у *Saxifraga moschata* Wulf. // Морфология цветковых растений. М., 1976а. С. 79—81. — *Коробова-Семенченко Л. В.* Эмбриологические особенности *Chrysosplenium alternifolium* L. и их эволюционное значение // Материалы V Моск. совещания по филогении растений. М., 1976б. С. 79—81. — *Меликян А. П.* Типы семенной кожуры *Hamamelidaceae* и близких семейств в связи с их систематическими взаимоотношениями // Бот. журн. 1973а. Т. 58. № 3. С. 350—359. — *Меликян А. П.* Сравнительная анатомия семенной кожуры *Hamamelidaceae* и близких порядков в связи с их систематикой // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1973б. 52 с. — *Прозина М. П.* Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 206 с. — *Сравнительная* анатомия семян. Однодольные. Т. 1. Л.: Наука, 1985. 317 с. — *Сравнительная* анатомия семян. Двудольные. Т. 2. Л.: Наука, 1988. 248 с. — *Тахтаджян А. Л.* *Saxifragaceae* // Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 147—148. — *Цингер Н. В.* Семя, его развитие и физиологические свойства. М.: Наука, 1958. 281 с. — *Фурст Г. Г.* Методы анатомо-гистохимических исследований растительных тканей. М., 1979. 155 с. — *Bensel C. R., Palser B. F.* Floral anatomy in the *Saxifragaceae*. II *Saxifragoideae* and *Iteoideae* // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62. P. 611—675. — *Bessey C. E.* The phylogenetic taxonomy of flowering plants // Ann. Miss. Bot. Gard. 1915. Vol. 2. N 1-2. 109 p. — *Bouman F.* Developmental studies of the ovule integuments and seed in some Angiosperms. Naarden, 1974. 180 p. — *Corner E. J. H.* The seeds of dicotyledons. London, 1976. Vol. 1. P. 250. — *Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. Boston, 1968. 296 p. — *De Condolle A. P.* Prodromus systematic naturalist regni vegetebilis. Parisiis, 1830. P. 4. — *Engler A. Saxifragaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1891. T. 3. Abt. 2a. 16. S. 41—93. — *Gaertner J.* De fructibus et seminibus Plantarum. Stuttgart; Leipzig, 1788—1789. 384 p. — *Gorenflot R.* Intérêt Taxonomique et phylogénique des caracteres stomatiques (application a la tribu des Saxifragacées // Boissiera. 1971. T. 19. P. 181—192. — *Hamel J.* Notes préliminaires a l'etude caryologique des Saxifragacées. VI // Bul. Mus. Hist. Nat. Paris,. 1951. T. 23. Ser. II.

P. 651—654. — *Hamel J.* Contribution á l'etude cytotaxonomique des Saxifragacées // Rev. Cytol. Biol. Vég. Paris, 1953. T. 14. N 3-4. P. 113—313. — *Hara H.* Sinopsis of the genus *Chrysosplenium* L. (*Saxifragaceae*) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 1957. Sect. 3. Vol. 7. P. 1—90. — *Herr J. M.* The development of the ovule and female gametophyte in *Tiarella cordifolia* // Amer. J. Bot. 1954. Vol. 41. N 4. P. 333—338. — *Huber H. Saxifragaceae* // Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München, 1961. Aufl. B. Bd 6. N 2. — *Jay M.* Quelques problemes taxonomiques des Saxifragacées // Bul. Mus. Nat. Paris, 1970. Ser. 2. T. 42. N 4. P. 754—775. — *Juel H. O.* Studies über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata* // Nova Acta. Reg. Soc. Sci. Upsal. 1907. Ser. IV. Bd 2. H. 1. S. 1—41. — *Kaplan K.* Zur Embryologie und Systematik der Gattung *Saxifraga* L. // Bot. Jahrb. 1976. Bd 97. H. 1. S. 61—71. — *Kaplan K., Stromschneider M.* Micromorphologische Untersuchungen an Samenoberflächen in der Gattung *Chrysosplenium* // Bot. J. Syst. 1984. Bd 104. H. 4. S. 469—482. — *Klopfer K.* Florale Morphogenese und Taxonomic des Saxifragacees // Fedd. Reperforium. 1973. Bd 84. H. 7-8. S. 475—516. — *Krach J. E.* Die Samen der *Saxifragaceae*. Samenanatomie der Rosifloren. I // Bot. J. Syst. 1976. Bd 97. H. 1. S. 1—60. — *Lindley J.* A naturalist system of botany. London, 1836. — *Martin A. C.* The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midl. Nat. 1946. Vol. 36. N 3. P. 513—648. — *Metcalfe C. R., Chalk L.* The anatomy of the Dicotyledons. 1950. Vol. 1. P. 358—361. — *Morf E.* Vergleichendmorphologische Untersuchungen am Gynoeceum der Saxifragaceen // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1950. Bd 60. S. 516—590. — *Netolitzky F. Saxifragaceae* // Anatomie der Angiospermen-Samen. Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926. Bd 10. S. 151—153. — *Pace L.* Parnassia and some allied genera // Bot. Gaz. 1912. Vol. 5. N 3. P. 306—329. — *Rosendahl C. O., Butters F. K., Lakela O.* A monograph on the genus *Heuchera* // Minnesota Stud. Pl. Sci. 1936. Vol. 2. P. 226. — *Saxena N. P.* Studies in the family *Saxifragaceae*. 4. A contribution to the embryology of *Bergenia ciliata* (Royle) Raisada // Proc. Indian Acad. Sci. 1969. Sec. B. Vol. 70. N 1-3. P. 104—110. — *Saxena N. P.* Studies in the family *Saxifragaceae*. 5. Structure and development of the gametophytes in *Mitella diphylla* L. // J. Indian Bot. Sci. 1970. Vol. 49. N 1-4. P. 38—41. — *Schoennagel E.* Chromosomenzahl und Phylogenie der Saxifragaceen // Bot. Jahrb. 1931. Bd 64. H. 2-3. S. 266—308. — *Schürhoff P. N.* Zur Zytologie von *Saxifraga* L. // Jahrb. Wiss. Bot. 1925. Bd 64. H. 3. S. 443—449. — *Taylor R. L.* The genus *Lithophragma* (*Saxifragaceae*) // Univ. Calif. Public. Bot. 1965. Vol. 37. P. 1—122. — *Watari Sh.* Anatomical studies on the leaves of some saxifragaceous plants with special reference to the vascular system // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. Sect. 1938. Vol. 3. P. 195—316.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург

Получено 14 IX 1990

УДК 581.162:582.951.4

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 3

О. А. Хведынич, А. А. Подгаецкий, В. С. Резник

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И ЭМБРИОГЕНЕЗ У *SOLANUM CHACOENSE* (*SOLANACEAE*)

O. A. KHVEDYNICH, A. A. PODGAETSKY, W. S. REZNIK. FERTILIZATION AND EMBRYOGENESIS IN *SOLANUM CHACOENSE* (*SOLANACEAE*)

Исследованы оплодотворение и эмбриогенез у *Solanum chacoense* Bitt. ($2n = 2x = 24$). Установлено, что в большинстве случаев эти процессы проходят нормально. Пыльцевые трубки растут до зародышевых мешков 48 ч. Слияние спермиев продолжается 17—20 ч. Зародыш развивается по типу Solanad.

Эндосперм клеточный. Обнаружены нарушения в процессе оплодотворения, которые выражаются в одинарном оплодотворении ядра центральной клетки или в дегенерации спермиев на ядрах женских клеток. Образуется 60—70% зрелых семян. Наши данные показывают, что вид *Solanum chacoense* может быть использован в селекционной практике.

Эмбриологические исследования картофеля очень малочисленны (Dnyansagar, Cooper, 1960; Рибченко, 1964; Чеботарь и др., 1987) и выполнены в основном на формах культурного вида *Solanum tuberosum* L. В селекционной практике при выведении новых сортов в качестве посредников, как известно, используются дикие виды, многие из которых обладают уникальными свойствами, отсутствующими у культурных сортов. Необходимость вовлечения в селекцию картофеля диких видов была обусловлена тем, что внутривидовая гибридизация уже не могла дать ничего принципиально нового (Камераз, 1973). Использование же диких видов — сородичей *S. tuberosum* — позволило расширить генетическую базу создаваемых сортов. Однако до настоящего времени в практической селекции используется небольшое число диких видов, к ним относится и *S. chacoense*. Этот вид характеризуется наличием 25 полезных признаков (Hawkes, Hjerting, 1969). При выращивании в условиях Полесья Украины для него характерно нормальное функционирование генеративных органов. При свободном опылении на растениях образуются довольно многочисленные (8—10 в соцветии) крупные, хорошо осемененные ягоды. Учитывая большую ценность вида как носителя многих хозяйственных признаков, ученые предпринимали попытки скрестить *S. chacoense* с культурными сортами (Irikura, 1968). Положительные результаты получены при использовании его в качестве опылителя. Обратные скрещивания были безуспешными. Проведение аналогичных работ в ВИРе (Букасов, Камераз, 1972) свидетельствует о возможности получения гибридных семян в прямых и обратных скрещиваниях.

В данной работе исследовали оплодотворение и развитие зародыша у *S. chacoense* с целью детализации этих процессов и уточнения прохождения их во времени, поскольку подобные исследования у этого вида ранее не проводились. Эти сведения необходимы для вовлечения *S. chacoense* в скрещивание с другими видами.

Материал и методика

Solanum chacoense ($2n = 2x = 24$) — полиморфный дикий вид картофеля — характеризуется наличием эффективного генетического контроля многих признаков. Устойчив ко всем штаммам вируса У, включая $У^N$ (некротический), вирусов ХВК, МВК, ВСЛК (Найданова, 1980), а также к ризоктониозу, колорадскому жуку, картофельной нематоде (Росс, 1989), раку картофеля и черной ножке. Помимо этого клубни *S. chacoense* имеют повышенную крахмалистость (Камераз, 1971).

Клубни *S. chacoense* высаживали в поле и теплице в апреле месяце. В июне—июле хорошо развитые бутоны кастрировали и через 1 сут опыляли свежесобранной пыльцой. Развивающиеся завязи фиксировали по Карнуа через 24, 32, 40, 48, 56, 65, 70 ч, 3, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 17, 20, 25 сут после опыления. Материал обрабатывали по общеизвестной цитологической методике. Препараты окрашивали галлоцианин-хромовыми квасцами (ГХК), реактивом Шиффа по Фельгену с подкраской лихт-грюном, гематоксилином по Эрлиху и метилгрюн-пиронином по Браше.

Результаты и обсуждение

Зрелый зародышевый мешок *S. chacoense* 7-клеточный (рис. 1, *а*); 2 синергиды базальными концами выходят в микропиле, хорошо выражены их зубовидные выросты. Синергиды имеют типичное строение. Ядра расположены в базальном конце. Апикальный конец занят большой вакуолью. Яйцеклетка значительно мельче синергид, базальный конец ее расположен на уровне их ядер, апикальный — на одном уровне с апикальными концами синергид или несколько ниже; ядро с одним ядрышком находится в тонком слое цитоплазмы на апикальном конце, в базальном конце образуется крупная вакуоль. Хроматин в ядре яйцеклетки очень слабо конденсирован.

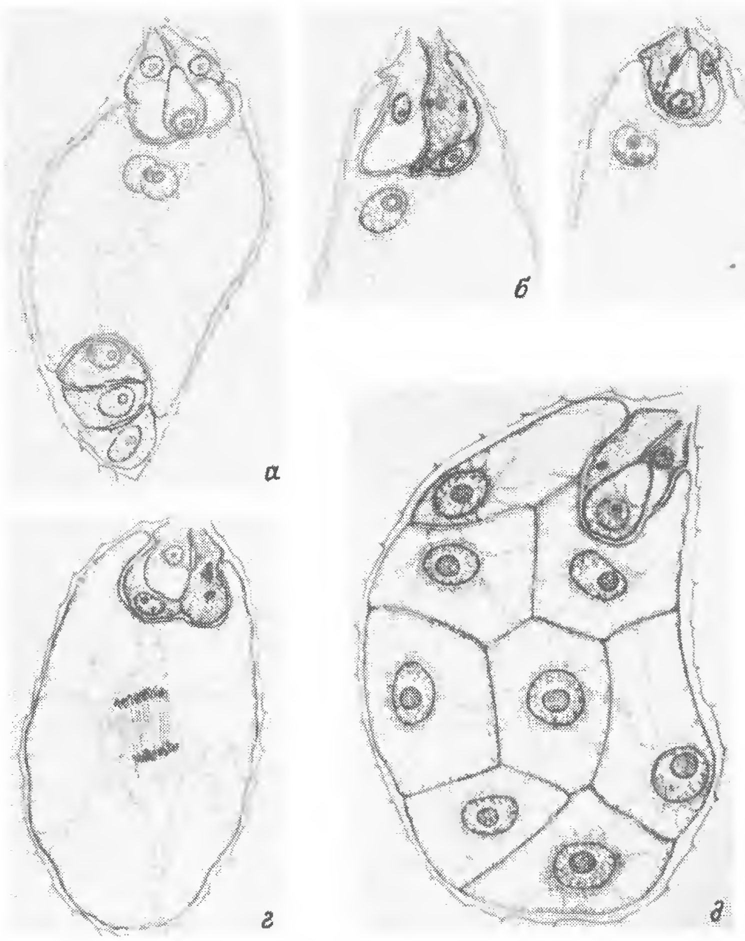


Рис. 1. Зародышевый мешок, оплодотворение и эмбриогенез *Solanum chacoense*.

_а_ — зрелый зародышевый мешок; _б_ — спермии в пространстве между яйцеклеткой и центральной клеткой, 48 ч после опыления; _в_ — слияние спермиев с ядрами женских клеток, 50 ч после опыления; _г_ — 1-е деление первичного ядра эндосперма, 3 сут после опыления; _д_ — 8-клеточный эндосперм, зигота, синергиды, 4 сут после опыления.

Центральная клетка довольно крупная, сильно вакуолизирована. Полярные ядра или одно ядро центральной клетки располагаются в тяже цитоплазмы около яйцевого аппарата. Хроматин в полярных ядрах диффузный, реакцией Фельгена почти не выявляется.

Антиподы — 3 крупные клетки с мелковакуолизированной густой цитоплазмой — располагаются обычно линейно и примыкают к халазальному концу центральной клетки.

Пыльцевая трубка растет до зародышевого мешка 48 ч и изливает свое содержимое в одну из синергид (рис. 1, *б*). Спермии парой выходят в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой и, как правило, расходятся в эти клетки. Слияние спермиев с ядрами женских клеток начинается вскоре после их контакта (рис. 1, *в*) и продолжается 17—20 ч. С ядром центральной клетки спермий сливается быстрее, чем с ядром яйцеклетки. При слиянии хроматин спермия диспирализуется, образуя ядрышко. Через 65 ч после опыления в оплодотворенных ядрах видны остатки хроматина спермиев (табл. I, *а*), позже они перестают выявляться. По мере прохождения оплодотворения происходят рост зародышевого мешка, увеличение объема клеток и ядер. К концу оплодотворения в центральной клетке около первичного ядра эндосперма обнаруживается крахмал (табл. I, *б*), который перед его делением обычно исчезает (табл. I, *в*). Ядрышки спермия и ядра центральной клетки не сливаются.

Первое деление первичного ядра эндосперма наблюдается, как правило, через 3 сут после опыления (рис. 1, *г*), эндосперм клеточный. Через 4 сут после опыления эндосперм становится 8-клеточным (рис. 1, *д*), клетки его сильно вакуолизированы. Первое деление зиготы происходит при наличии многоклеточного эндосперма. Через 10 сут после опыления наблюдается глобулярный зародыш, 5 клеток которого составляют подвесок. Клетки подвеска очень крупные, вакуолизированы сильнее клеток собственно зародыша (табл. II, *а*). Эндосперм плотно примыкает к зародышу. Через 12 сут зародыш увеличивается в размерах, в нем различаются эмбриодерма и центральная часть (табл. II, *б*). Эндосперм уже не плотно прилегает к зародышу, часть его клеток лизируется и, по-видимому, идет на питание зародыша. Через 17 сут после опыления зародыш еще глобулярный, но апикальная часть его становится плоской (табл. II, *в*), что свидетельствует о переходе его к органогенезу. Клетки эндосперма плотно прилегают к зародышу лишь в его халазальной области и к подвеску, в то время как апикальная часть зародыша граничит с полостью, которая образовалась в результате лизиса клеток эндосперма. Через 20 сут в зародыше выявляются семядоли, гипокотиль, корень, корневой чехлик и проводящая система. Точка роста еще не сформирована (табл. II, *г*). Зрелый зародыш наблюдается через 25 сут после опыления.

Окраска препаратов по Браше и ГХК позволила обнаружить время накопления РНК в зародыше и эндосперме. Наиболее интенсивно зародыш, кроме клеток подвеска, начинает окрашиваться пиронином и ГХК через 10 сут после опыления. По-видимому, к этому времени в цитоплазме накапливается большое количество РНК. Клетки образующейся эндодермы обычно окрашиваются несколько слабее. В дальнейшем на всей глобулярной стадии и на стадии раннего органогенеза интенсивность окраски зародыша на РНК очень сильная, она снижается по мере его созревания. В клетках эндосперма РНК начинает накапливаться в основном в зоне, прилегающей к зародышу, т. е. в тех клетках, которые утилизируются им на ранних стадиях развития. Затем РНК выявляется в остальных клетках эндосперма. При созревании зародыша все оставшиеся клетки эндосперма интенсивно окрашиваются на РНК. Особенно это заметно в периферических слоях эндосперма, что, по-видимому, связано с определенной их ролью в развитии зародыша или семени в целом. Считают, что периферический слой эндосперма действует как абсорбционный в течение раннего развития семени, позднее он становится похожим на алейроновый слой эндосперма злаков (Dnyansagar, Cooper, 1960).

Наряду с нормальным прохождением эмбриональных процессов у *S. chacoense* наблюдаются нарушения. В процессе оплодотворения нарушения в основном сводятся к одинарному оплодотворению ядра центральной клетки (рис. 2, *а*) или сильному замедлению слияния спермиев с ядрами женских клеток (рис. 2, *б*). Причиной одинарного оплодотворения является задержка одного спермия в синергиде. Оплодотворенная центральная клетка делится, образуя эндосперм, однако развитие его замедляется; если в норме через 4 сут после опыления эндосперм 8-клеточный, то в данном случае только 4-клеточный (рис. 2, *в*). Неоплодотворенная яйцеклетка врастает в глубь зародышевого мешка. В отличие от зиготы в яйцеклетке не происходит увеличения количества цитоплазмы, в связи с чем основную часть ее объема занимает вакуоль. Ядрышко ядра яйцеклетки перестает окрашиваться на РНК, что свидетельствует о прекращении ее синтеза. Ядро постепенно уменьшается в объеме и дегенерирует. В зародышевых мешках с замедленным темпом оплодотворения, когда через 4 сут после опыления в них обнаруживаются еще спермии, происходит образование крахмала как в центральной клетке, так и в яйцеклетке. Последнее в норме не наблюдается.

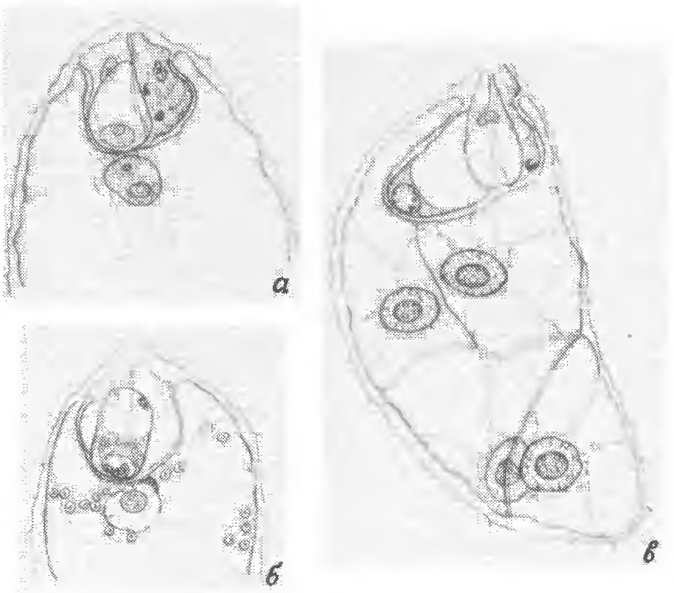


Рис. 2. Нарушения эмбриональных процессов у *Solanum chacoense*.
После опыления: *а* — 48 ч; *б*, *в* — 4 сут.

Возможно, что в таких зародышевых мешках спермии дегенерируют на ядрах женских клеток, оплодотворения вообще не происходит и вся семяпочка тоже дегенерирует.

Во время эмбрио- и эндоспермагенеза происходят рост семяпочек и дифференциация их тканей. Семяпочки по сравнению с исходной, в которой зародышевый мешок готов к оплодотворению, вырастают через 10 сут в 2 раза, через 12 — в 3.5, через 20 — в 5 раз. В клетках эндотелия происходят заметные изменения. С момента оплодотворения и начала роста семяпочки эти клетки сильно вакуолизируются. Хроматин в их ядрах становится более диффузным, что свидетельствует, вероятно, об их активизации. Затем по истечении 7—8 сут в них начинается накопление РНК. Через 14 сут после опыления клетки эндотелия вновь становятся густоплазменными и дают интенсивную реакцию на РНК. За эндотелием в семяпочке образуется зона «пустых» клеток, в которых дегенерируют ядра и цитоплазма (начало образования этой зоны видно на табл. I, *а*). Затем идут ткани семяпочки, состоящие из крупных, сильно вакуолизированных клеток. Образование зоны пустых клеток приводит к тому, что эндосперм и зародыш становятся изолированными от других тканей семяпочки. Биологический смысл этого явления непонятен.

Ранее (Иванов, Орел, 1963) отмечалось, что у паслена много нарушений происходит при формировании генеративных структур, а оплодотворение и эмбриогенез большей частью проходят нормально. Полученные нам данные на картофеле показывают, что процесс оплодотворения и развития зародыша и эндосперма у *S. chacoense* в основном также проходит без отклонений, в результате чего образуется 60—70% семян. Следует отметить, что растения, размножающиеся вегетативным способом, всегда дают невысокий процент семян. Помимо этого известно, что одни и те же сорта картофеля в разные годы плодоносят по-разному в зависимости от погодных условий. Исходя из сказанного, можно заключить, что прохождение оплодотворения и эмбриогенеза у *S. chacoense* позволяет использовать этот вид картофеля в селекции для скрещивания с другими видами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Букасов С. М., Камераз А. Я. Селекция и семеноводство картофеля. Л.: Колос, 1972. 359 с. — *Иванова К. В., Орел Л. И.* Некоторые биологические особенности и эмбриологическая характеристика *Solanum guinense* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1963. Т. 35. Вып. 2. С. 146—150. — *Камераз А. Я.* Селекция картофеля // Культурная флора СССР. Картофель. Л.: Колос, 1971. С. 430—445. — *Камераз А. Я.* Межвидовая и внутривидовая гибридизация картофеля // Генетика картофеля. М.: Наука, 1973. С. 104—121. — *Найданова Г. М.* Комплексная устойчивость к вирусам мозаичной группы диких видов и межвидовых гибридов картофеля // Бюл. ВИР. Л., 1980. Вып. 98. С. 47—49. — *Рибченко О. І.* Особливості цитоембріологічних процесів у картоплі (*Solanum tuberosum* L.) // Укр. бот. журн. 1964. Т. 21. № 2. С. 37—46. — *Росс Х.* Селекция картофеля. Проблемы и перспективы. М., 1989. 183 с. — *Чеботарь А. А., Челак В. Р., Мошкович А. М., Архипенко М. Г.* Эмбриология зерновых, бобовых и овоще-бахчевых возделываемых растений. Кишинев: Штиинца, 1987. 245 с. — *Dnyansagar V. R., Cooper D. C.* Development of the seed of *Solanum phureja* // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. N. 3. P. 176—186. — *Hawkes I. G., Hjerting I. R.* The potatoes of Argentina, Brazil, Paraguay and Uruguay. A biosystematic stude // Ann. Bot. 1969. Memoir. 3. Ch. 5. P. 82—99. — *Irikura J.* Studies on interspecific of tuberbeating *Solanums*. 1. Overcoming crossincompatibility between *S. tuberosum* and other *S.* species by mean of induceed polyploids and haploids // Res. Bul. 1968. Vol. 92. P. 275—281.

Институт клеточной биологии и генетической инженерии
АН Украины
Киев
Украинский НИИ картофельного хозяйства
пос. Немешаево

Получено 16 VIII 1991

УДК 665.347.4

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 3

В. С. Шнеер, Н. Г. Кутявина

О СЕРОЛОГИЧЕСКОМ СХОДСТВЕ *HYPOGOMPHIA TURKESTANA* И ЧЛЕНОВ ПОДТРИБЫ *LAMIINAE* (*LAMIACEAE*)

V. S. SHNEYER, N. G. KUTYAVINA. ON SEROLOGICAL SIMILARITY OF *HYPOGOMPHIA TURKESTANA* AND MEMBERS OF THE SUBTRIBE *LAMIINAE* (*LAMIACEAE*)

Hypogomphia — критический род сем. *Lamiaceae*, положение которого в семействе определяется по-разному. В результате серотаксономического исследования выявлено, что *Hypogomphia turkestana* резко отличается от изученных видов из 7 родов трибы *Nepeteae*, куда его обычно помещают, и имеет серологическое сходство с таксонами из трибы *Stachydeae* (*Lamiaceae*), особенно из подтрибы *Lamiinae*, что согласуется с гипотезой R. Wunderlich (1967), сближавшей *Hypogomphia* и *Lamiinae*.

Hypogomphia Bunge — олиготипный род, включающий 2—4 вида, произрастающих в Средней Азии, Афганистане, Иране. Это единственный из более чем 200 родов сем. *Lamiaceae*, у которого передние тычинки редуцированы до стаминодиев, а фертильные задние тычинки весьма длинные. Этот признак и послужил A. Bunge (1873) основанием для помещения рода в трибу *Nepeteae*, у членов которой задние тычинки длиннее передних. К этой трибе род *Hypogomphia* отнесен и в основных системах губоцветных (Bentham, Hooker, 1876; Briquet, 1897). Однако в той же работе Bunge (1873) замечает, что строением чашечки, венчика, опушением трубки венчика и общим обликом виды рода *Hypogomphia* более всего сходны с однолетними видами рода *Stachys*. J. Hedge (1967) также находит, что *Hypogomphia* и однолетние *Stachys* (а также *Thuspeinantha*) сходны по общему облику и в какой-то степени по строению чашечки, хотя указывает на то, что по другим признакам сходства между ними нет.

Wunderlich (1967) обнаружила, что пыльцевые зерна *Hypogomphia* 2-клеточные, 3-бороздные, тогда как у членов трибы *Nepeteae* (были изучены все роды, которые отнесены к этой трибе у Briquet, кроме *Pitardia*) они 3-клеточные, многобороздные. Wunderlich сочла эти различия столь существенными, что предложила исключить *Hypogomphia* из *Nepeteae*. На основе палинологических и эмбриологических данных Wunderlich предложила свою систему губоцветных. К подсем. *Stachyoideae* (*Lamioideae*) sensu Wunderlich она отнесла *Prasieae*, *Marrubieae*, *Melittinae*, *Lamiinae*, часть *Pogostemoneae*, а также и род *Hypogomphia*. Однако никаких дополнительных сведений, проливающих свет на филогенетические связи рода, получено не было; практически во всех обработках и региональных флорах, вышедших с тех пор, его по-прежнему помещают среди котовниковых (Rechinger, 1982; Wu, Li, 1982; и др.). R. Cantino (1990), занимающийся таксономией семейства губоцветных в целом, считает, что для ряда родов имеющиеся данные пока не дают возможности установить их близость к какой-либо трибе («genera of uncertain tribal affinity»), к ним он относит и род *Hypogomphia*.

Серологический метод неоднократно оказывался весьма эффективным при определении таксономического положения критических родов (Fairbrothers, 1980; Petersen, Fairbrothers, 1983). Поэтому в ходе проводимого нами серотаксономического изучения губоцветных мы исследовали серологическое сходство белков семян *Hypogomphia* и других родов семейства, которые выбирались с учетом вышеуказанных гипотез о положении рода *Hypogomphia* в семействе губоцветных.

Материалы и методы

Семена были собраны в районах произрастания (*Hypogomphia turkestana* Bunge — в районе хр. Бабатаг, Памиро-Алай) либо получены из семенной лаборатории Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР или ботанических садов.

После удаления околоплодника семена измельчали, муку обезжиривали холодным ацетоном. Водосолерастворимые запасные белки экстрагировали раствором 0.2 M NaCl, забуференным натрий-фосфатным буфером (pH = 7.0) в течение ночи на холоде. Схема иммунизации кроликов: одна внутримышечная инъекция с полным адъювантом Фрейнда, через 2 недели еще 4—5 внутривенных или подкожных инъекций без адъюванта с 3—4-дневным интервалом между ними. Антисыворотки (АС) хранили лиофилизированными или замороженными в запаянных ампулах при —18 °С. Реакции иммунодиффузии (в линейной постановке) проводили в агарозно-крахмальном геле в борат-фосфатном буфере (pH= = 7.6). Для истощения АС к ней добавляли муку или белковый экстракт (из расчета 10—15 мг белка на 1 мл АС), инкубировали 3 ч при 37 °С, 18 ч при 4 °С и удаляли осадок центрифугированием. Для окрашивания пластинок использовали красители Coumassie Brilliant Blue R-250 и Thiazin Red.

Исследованы белки следующих видов (указана их принадлежность к соответствующим таксонам системы J. Briquet):

Prasioideae: Prasium majus L.

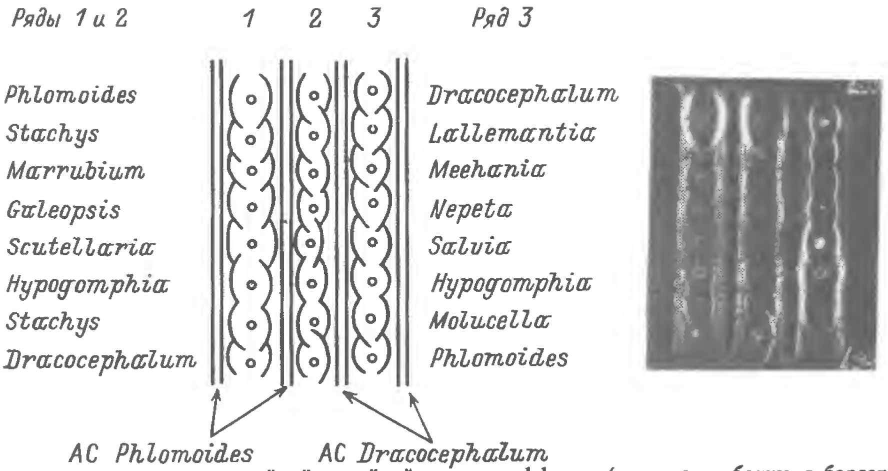
Scutellarioideae: Scutellaria altissima L.

Stachyoideae:

Marrubieae — Marrubium vulgare L., *Sideritis catillaris* Juz.,

Nepeteae — Agastache rugosa (Fisch. et Mey.) O. Kuntze, *Meehania urticifolia* (Miq.) Makino, *Lophanthus anisatus* Benth., *Cedronella canariensis* Webb. et Berth., *Nepeta grandiflora* Bieb., *Dracocephalum scrobiculatum* Regel, *Lallemantia iberica* (Bieb.) Fisch. et Mey., *Hypogomphia turkestana* Bunge;

Stachydeae — Melittinae — Physostegia virginiana (L.) Benth., *Melittis melissophyllum* L.;



Пример постановки реакции двойной линейной иммунодиффузии (в лунках — белки, в бороздках — антисыворотки).

Stachydeae — *Lamiinae* — *Phlomis italica* L., *Phlomoides tuberosa* (L.) Moench (*Phlomis tuberosa* L.), *P. speciosa* (Rupr.) Adyl., R. Kam. et Machmedov (*Eremostachys speciosa* Rupr.), *Galeopsis bifida* Boenn., *Lamium maculatum* (L.) L., *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Molucella laevis* L., *Otostegia olgae* (Regel) Korsh., *Stachys annua* (L.) L., *S. sylvatica* L., *Betonica officinalis* L.;
Salvieae — *Salvia officinalis* L.;
Pogostemoneae — *Elsholtzia stauntoni* Benth.

Реперными видами, на белки которых были получены АС, служили *Dracocephalum scrobiculatum, Phlomoides tuberosa, Betonica officinalis, Salvia officinalis.*

Результаты и обсуждение

Для оценки сходства белков мы применили 2 иммунохимические методики — анализ «шпор» в реакциях иммунодиффузии и использование истощенных АС.

Образование шпоры (когда дуга преципитации одного белка заходит за дугу белка в соседней лунке) свидетельствует о том, что белок, дающий шпору, более сходен с реперным белком, чем белок в соседней лунке. Если белки имеют одинаковые детерминанты, по которым они сходны с реперным белком, то дуги сливаются. Рассмотрев все попарные сочетания белков, можно оценить относительную степень сходства каждого белка с реперным белком в пределах данной группы таксонов.

Для истощения АС к ним предварительно добавляют белок какого-либо таксона, при этом избирательно осаждаются антитела, специфичные для белка этого таксона. По реакции истощенной АС с другими белками можно судить о сходстве этих белков между собой и с истощающим белком (подробнее об иммунохимических методиках см. Шнеер, 1988).

Анализ шпор во всех реакциях позволил нам составить ряды убывания серологического сходства белков по каждой АС (табл. 1). На рисунке показан пример постановки иммунодиффузии, где отчетливо видны шпоры.

Как можно было ожидать, белки котовниковых оказались наиболее сходными с белком *Dracocephalum*. Сходство это выражено не в одинаковой степени — у *Nepeta* и *Cedronella* менее, чем у других родов. Однако укажем на то, что построенный ряд не претендует на отражение отношений между родами ко-

ТАБЛИЦА 1

Ряды убывания серологического сходства белков губоцветных, построенные на основании анализа «шпор» в реакциях иммунодиффузии

Реперные роды							
Dracocephalum	*Lallemantia*	*Agastache* *Lophanthus* *Meehania*	*Nepeta* *Cedronella*	*Salvia* *Elsholtzia*	*Scutellaria*	*Galeopsis* *Leonurus* *Sideritis* *Marrubium* *Stachys* *Molucella* *Hypogomphia* *Betonica* *Otostegia* *Lamium* *Phlomis* *Prasium*	*Phlomoides*
Salvia	*Lophanthus* *Meehania* *Dracocephalum* *Cedronella* *Nepeta* *Elsholtzia*	*Sideritis* *Galeopsis* *Scutellaria* *Prasium*	*Betonica* *Leonurus* *Melittis* *Stachys* *Hypogomphia* *Molucella* *Otostegia* *Phlomis* *Physostegia* *Marrubium*	*Phlomoides*			
Phlomoides	*Phlomis* *Stachys* *Hypogomphia* *Molucella*	*Otostegia* *Leonurus* *Melittis*	*Sideritis* *Marrubium* *Betonica* *Lamium* *Galeopsis* *Physostegia* *Prasium*	*Agastache* *Nepeta* *Meehania* *Lophanthus* *Dracocephalum* *Salvia* *Elsholtzia* *Scutellaria*			
Betonica	*Otostegia* *Lamium* *Leonurus* *Melittis* *Molucella* *Hypogomphia* *Stachys* *Phlomis* *Marrubium*	*Physostegia* *Galeopsis* *Phlomoides* *Prasium*	*Cedronella* *Meehania* *Dracocephalum* *Lophanthus* *Nepeta* *Salvia* *Scutellaria*				

товниковых, так как для этого необходимо изучить большее число видов, особенно у такого крупного рода, как *Nepeta*; в данной же работе такая задача не ставилась, важно было сравнить род *Hypogomphia* с представителями разных родов котовниковых. Белок *Hypogomphia* оказался даже менее сходным с белками *Dracocephalum* и других котовниковых, чем белки некоторых родов из других триб (*Salvia, Elsholtzia*) и даже из другого подсемейства (*Scutellaria*), и столь же сходным с белками котовниковых, как белки родов из трибы *Stachydeae* и рода *Prasium*. Реакции с АС на белок *Salvia*, который оказался одним из наиболее сходных с белками котовниковых, подтвердили сходство *Salvia* и *Nepeteae*, а белок *Hypogomphia* обнаружил не больше сходства с ними, чем белки родов из трибы *Stachydeae* и других губоцветных.

Таким образом, серологически род *Hypogomphia* резко отличается от 7 исследованных родов котовниковых, которые оказались сравнительно гомогенной (серологически) группой.

Для проверки гипотезы Wunderlich нами были взяты виды из родов, представляющих все группы, включенные ею в подсем. *Stachyoideae*, за исключением родов, перенесенных сюда из *Pogostemoneae*. Антисыворотки были получены на белки *Phlomoides tuberosa, Betonica officinalis* и проведены реакции со всеми белками. Реакции АС *Phlomoides* с белками членов подсем. *Stachyoideae* Wunderlich (в том числе *Hypogomphia*) были гораздо сильнее, чем реакции АС с белками других исследованных губоцветных. Анализ шпор в реакциях с АС *Phlomoides* и *Betonica* показал, что белок *Hypogomphia* не менее сходен с реперными белками, чем белки членов подтриб *Lamiinae* и *Melittinae*, и более сходен, чем белок *Prasium*. Белки родов *Stachys, Phlomis, Molucella*, а также рода *Hypogomphia* оказались более сходными с белком реперного рода *Phlomoides*, чем белки многих родов из подтрибы *Lamiinae*. Белки *Phlomis* и *Molucella* дали с белком *Hypogomphia* двойную шпору (перекрест), свидетельствующую о том, что у этих белков разные общие антигенные детерминанты с белком *Phlomoides*, а дуги преципитации белков *Stachys* и *Hypogomphia* слились, т. е. их общие с *Phlomoides* детерминанты одинаковы. Так как и Bunge (1873), и Hedge (1967) упоминали о сходстве ряда признаков у *Hypogomphia* и однолетних видов *Stachys*, мы исследовали белки как однолетнего *S. annua*, так и многолетнего *S. sylvatica* (виды из разных секций рода), и результаты оказались одинаковыми. Таким образом, направление шпор указывает на выраженное серологическое сходство *Hypogomphia* и *Lamiinae*, особенно рода *Stachys*.

Наши данные подтверждают правомерность объединения секции *Phlomoides* рода *Phlomis* и секции *Phlomoides* рода *Erēmostachys* в род *Phlomoides* Moench (Адылов и др., 1986), ибо белки видов, представляющих эти таксоны (*Phlomoides tuberosa* и *P. speciosa*), оказались серологически идентичными, тогда как белок вида *Phlomis italica* (секция *Euphlomis*) от них отличался. К тому же род *Phlomoides* в наших опытах выделяется среди других изученных родов подтрибы *Lamiinae*; АС *Phlomoides* реагирует с белками 2 видов этого рода гораздо сильнее, чем с белками других членов *Lamiinae* (чего не наблюдается в реакциях с АС *Betonica*). Кроме того, даже в реакциях с АС *Salvia* и *Dracocephalum* белки *Phlomoides* ведут себя иначе, чем белки остальных родов этой подтрибы (табл. 1). Судя по реакциям с некоторыми АС (*Salvia, Betonica*), род *Galeopsis* также отличается по составу антигенных детерминант от других родов подтрибы. Таким образом, подтриба *Lamiinae* серологически неоднородна. К тому же в наших опытах не обнаружено границы между подтрибами *Lamiinae* и *Melittinae*, к которым тесно примыкает триба *Marrubieae*. Проблема требует дальнейшего изучения, так же как и вопрос об объеме подсем. *Stachyoideae*, который уже обсуждался в литературе (Cantino, Sanders, 1986). Полученные нами данные, касающиеся лишь небольшого числа таксонов, подтверждают искусственность подсем. *Stachyoideae* Briq., так как демонстрируют, что, например, котовниковые и *Salvia* серологически отличаются от членов трибы *Stachydeae* не менее, чем таксоны из других подсемейств.

ТАБЛИЦА 2

Результаты реакций иммунодиффузии белков с истощенными сыворотками

Тестируемые белки	Истощаемые сыворотки										
	Dracocephalum scrobiculatum				*Salvia officinalis*			*Phlomoides tuberosa*			
	истощающие белки										
	Nepeta	*Salvia*	*Betonica*	*Hypogomphia*	*Dracocephalum*	*Betonica*	*Hypogomphia*	*Dracocephalum*	*Salvia*	*Betonica*	*Hypogomphia*
Dracocephalum	++	++	++	++	—	+	+	—	—	—	—
Nepeta	—	+	++	++	±	+	+	—	—	—	—
Salvia	—	—	+	+	++	++	++	—	—	—	—
Scutellaria	—	±	±	±	—	—	—	—	—	—	—
Prasium	—	±	—	—	—	—	—	++	++	—	—
Marrubium	—	+	—	—	—	—	—	++	++	—	—
Phlomoides	—	—	—	—	—	—	—	++	++	++	++
Stachys	—	—	—	—	—	—	—	++	++	+	—
Hypogomphia	—	—	—	—	—	—	—	++	++	—	—
Molucella	—	—	—	—	—	—	—	++	++	±	±
Betonica	—	—	—	—	—	—	—	++	+	—	—

Примечание. Реакции: «++» — сильная, «+» — слабая, «±» — неопределенная, «—» отсутствует.

Результаты, полученные при использовании истощенных АС (табл. 2), сходны с результатами, полученными при анализе шпор. Истощение АС *Dracocephalum* белком *Hypogomphia* снимает реакции с белками членов *Lamiinae* и родов *Marrubium*, *Prasium*, не влияя на реакции с белками котовниковых (*Dracocephalum* и *Nepeta*) и ослабляя реакции с белками *Salvia* и *Scutellaria*. Точно такие же результаты получены при истощении этой АС белком *Betonica*. Истощение АС *Dracocephalum* белком рода *Salvia*, не принадлежащего к *Nepeteae*, снимает реакцию с белком *Hypogomphia* (как и с белками всех родов из *Lamiinae*). Эти данные свидетельствуют о том, что у *Hypogomphia* мало общих антигенных детерминант с котовниковыми и все они имеются также у членов *Lamiinae*.

Истощение АС *Phlomoides* белком *Dracocephalum* снимает реакции с белками *Nepeta, Salvia, Scutellaria* (по-видимому, здесь затрагиваются антигенные детерминанты, общие для всего семейства), не влияя на реакции с белками членов *Lamiinae* и *Hypogomphia*. Белок *Hypogomphia* истощает АС *Phlomoides*, снимая реакции почти со всеми белками (в том числе родов из *Lamiinae*), кроме гомологичного. Это свидетельствует о выраженном сходстве антигенных детерминант белков *Hypogomphia*, *Phlomoides* и других родов подтрибы *Lamiinae*.

Таким образом, согласно нашим данным, близкого родства между *Hypogomphia* и *Nepeteae* не существует. Все исследованные таксоны из подсем. *Stachyoideae* Wunderlich имеют гораздо большее сходство с *Hypogomphia*, чем *Nepeteae* или другие губоцветные (нами были проверены белки ряда других родов, не указанных здесь, а также использованы АС на белки *Teucrium, Scutellaria* и некоторых родов из сем. *Verbenaceae* s. l., но, так как среди них не обнаружено ни одного таксона, серологически сходного с *Hypogomphia*, эти данные в статью не включены). Из этого подсемейства наибольшее сходство с *Hypogomphia* есть у таксонов подтрибы *Lamiinae*, особенно из рода *Stachys*.

Нужно сказать, что *Hypogomphia* — мало изученный род. На наш взгляд, он случайно был помещен в трибу *Nepeteae*. В самом деле, работа Bunge (1873), в которой он описал этот род, начинается размышлениями автора о явлении недоразвития тычинок у губоцветных, где число и длина их служат важным систематическим признаком. Bunge считал удивительным тот факт, что в новозеландском подсем. *Prostantheroideae*, где у большинства родов передние тычинки длиннее задних, есть 3 рода, у которых именно передние тычинки недоразвиты. По мнению Bunge, было бы резоннее встретить такие таксоны в Азии среди котовниковых, у которых передние тычинки короче. Когда губоцветное с недоразвитыми передними тычинками было найдено близ Ташкента, Bunge посчитал, как он пишет, что пробел заполнен, и отнес новый род к *Nepeteae*. Между тем на примере упомянутых Bunge простантеровых можно видеть, что не только короткие, но и длинные тычинки могут подвергнуться редукции. По-видимому, этот признак в данном случае не может быть решающим. Hedge (1967 : 170) перечисляет целый ряд признаков, по которым *Hypogomphia* отличается от всех губоцветных, и полагает, что в трибе *Nepeteae* «как и в любой другой трибе или подразделении семейства, этот род занимает весьма изолированное положение». Таким образом, и морфологические признаки не дают достаточных оснований для помещения рода в трибу *Nepeteae*.

Полученные нами серологические данные вслед за палино-эмбриологическими подтверждают ошибочность этого решения. Обнаруженное серологическое сходство рода *Hypogomphia* и родов из подтрибы *Lamiinae*, по-видимому, не является достаточным основанием для внесения таксономических изменений, но свидетельствует о необходимости внимательного сопоставления признаков этих таксонов, возможно, с привлечением новых методов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адылов Т. А., Камелин Р. В., Махмедов А. М. Заметки о семействе *Lamiaceae*, I // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 110—114. — *Шнеер В. С.* Иммунохимический метод сравнения белков в систематике растений // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1073—1084. — *Bentham G., Hooker J. D. Labiatae* // Genera plantarum. London, 1876. Vol. II/2. P. 1160—1223. — *Briquet J. Labiatae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. Bd 4. Abt. 3a. S. 183—380. — *Bunge A. Hypogomphia*, eine neue Labiatengattung aus Taschkend // Bull. Acad. Sci. St-Petersb., 1873. T. XVIII. P. 28—30. — *Cantino P. D.* The phylogenetic significance of stomata and trichomes in the *Labiatae* and *Verbenaceae* // J. Arn. Arbor. 1990. Vol. 71. N 3. P. 323—370. — *Cantino P. D., Sanders R. W.* Subfamilial classification of *Labiatae* // Syst. Bot. 1986. Vol. 11. N 1. P. 163—185. — *Fairbrothers D. E.* Comparative serological investigation. The systematic position of *Aralidium* Miq. A multidisciplinary study // Taxon. 1980. Vol. 29. N 4. P. 412—416. — *Hedge J. C.* Studies in the flora of Afganistan. VI. *Labiatae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1967. Vol. 27. N 2. P. 149—173. — *Petersen F. P., Fairbrothers D. E.* A serotaxonomic appraisal of *Amphipterygium* and *Leitneria* — two amentiferous taxa of *Rutiflorae* (*Rosidae*) // Syst. Bot. 1983. Vol. 8. N 2. P. 134—148. — *Rechinger K. H. Hypogomphia* Bunge // Flora Iranica. Graz, Austria: Akad. Druck Verlag-Aust., 1982. Lfg. 150. S. 250—251. — *Wu C., Li H.* On the evolution and distribution in *Labiatae* // Acta bot. Yunnan. 1982. Vol. 4. N 2. P. 97—118. — *Wunderlich R.* Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der Samenentwicklung und der reifen Samens // Öster. bot. Z. 1967. Bd 114. H. 4-5. S. 383—483.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург

Получено 17 VII 1991

УДК 581.465 : 582.536 : 551.482.2

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 3

А. Г. Сидорский

АДАПТАЦИОННЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ПРОЦЕССА ПОЛОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* (*ALISMATACEAE*)

A. G. SIDORSKY. ADAPTIVE POTENTIALITIES OF SEX DIFFERENTIATION PROCESS IN *SAGATTARIA SAGITTIFOLIA* (*ALISMATACEAE*)

На основе многолетних исследований популяций *Sagittaria sagittifolia* некоторых рек Волжского и Днепровского бассейнов сделан вывод о высоких адаптационных возможностях процесса половой

дифференциации растений этого вида. Особенности сексуализации показаны на уровнях как отдельных особей, так и целых популяций рек и бассейнов. Исследована перспективность использования стрелолиста обыкновенного в качестве биоиндикатора экологического состояния водной среды.

Половое размножение является основным условием совершенствования растительных форм в процессе их эволюции. Даже у видов, размножающихся и вегетативным, и половым путем, к которым относится стрелолист обыкновенный *Sagittaria sagittifolia* L., при вегетативном размножении решаются тактические задачи в поддержании и (или) увеличении размеров популяции при относительно стабильных условиях среды, в то время как при половом — стратегические задачи эволюционного совершенствования вида в процессе длительного периода его существования. Вся жизнедеятельность растений направлена на создание условий для формирования максимального количества фертильных половых клеток, а следовательно, и семян с высокими показателями жизнеспособности и наследственности.

В отличие от животных, у которых большинство видов является раздельнополым (самки, самцы), у растений существует много половых форм — от гермафродитных до диойкистных (раздельнополых двудомных). Кроме диойкистов, наиболее распространенными сексуальными типами цветковых растений являются монойкисты (тычиночные и пестичные цветки на одной особи), гиномонойкисты (пестичные и обоеполые цветки на одном растении) и гинодиойкисты (пестичные и обоеполые цветки на разных особях). Необходимо подчеркнуть, что процессы макро- и микроспорогенеза идут адекватно у растений всех половых форм, и потому условия среды, улучшающие, например, микроспорогенез, способствуют мужской сексуализации как обоеполых цветков, так и популяций раздельнополых растений (Сидорский, 1978; Агаджанян, 1987).

Проблема пола у растений изучается с многих позиций ботанической науки: анатомо-морфологических, физиолого-биохимических, генетических, экологических и др. К сожалению, основным объектом исследований являются культурные растения (возделываемые тыквенные, конопля, спаржа, шпинат, шелковица и др.). Дикорастущие виды в этих работах используются значительно реже, что создает определенные трудности при рассмотрении проблемы пола у растений с общих эволюционных позиций, так как, несомненно, вмешательство человека наложило свой отпечаток на все биологические свойства культурных растений. Механический перенос результатов исследований возделываемых растений на мир дикорастущих, вероятно, является не всегда правомерным. По крайней мере факторы, влияющие на эволюционное совершенствование этих групп растений, в том числе и на их половую организацию, являются неадекватными.

Стрелолист обыкновенный давно привлек внимание исследователей своей оригинальностью — сочетанием ряда прогрессивных и регрессивных свойств (Цвелев, 1982; Деев, 1984), хорошо известным изменением морфологического строения листа в зависимости от водной или воздушной среды. Последнее свойство стрелолиста описывается во всех ботанических работах — от учебников по ботанике для школ до крупных работ по исследованию адаптационных свойств растений. В то же время осталась неизученной половая структура соцветий этого растения, модификационная изменчивость которой превосходит изменчивость любых других органов этого вида и, судя по доступной нам ботанической литературе, не имеет себе аналога в растительном мире.

Целью данной работы является обобщение результатов многолетних исследований половой дифференциации популяций стрелолиста обыкновенного рек Волжского и Днепровского бассейнов.

Материал и методика

Кафедрой ботаники Арзамасского педагогического института им. А. П. Гайдара в течение 16 лет (1975—1990 гг.) проводились экспедиции по исследованию

ТАБЛИЦА 1

Общая характеристика участков обследованных рек Волжского и Днепровского бассейнов

№ п/п	Популяции рек	Год исследования	Начало и конец маршрута	Протяженность маршрута, км	Пределы варьирования	
					скорость течения, км/ч	количество растворенного кислорода, мг/л
			Волжский бассейн			
1	Сережа	1975	С. Пошатово Нижегородской обл.—устье	300	< 0.1—2.2	2—> 10
2	Сережа	1976	То же	300	< 0.1—1.9	1—> 10
3	Сережа	1978	» »	300	< 0.1—2.0	2—> 10
4	Керженец	1979	С. Успенское Нижегородской обл.—устье	300	< 0.1—1.7	> 10
5	Теша	1980	Г. Лукоянов—устье	250	< 0.1—3.0	0—> 10
6	Мокша	1981	Д. Дудоровка Нижегородской обл.—устье	270	< 0.1—4.4	> 10
7	Пьяна	1982	С. Барнуково Нижегородской обл.—г. Сергач	160	< 0.1—10	3—> 10
8	Ветлуга	1982	Г. Шарья—р. пос. Ветлуга	300	< 0.1—3.5	3—> 10
9	Бужа	1983	Ст. Тасино Владимирской обл.—устье	40	0.2—0.9	> 10
10	Пра	1983	Мещерские озера—устье	190	0.4—2.1	> 10
11	Колпь	1985	Ст. Заколпье Владимирской обл.—устье	80	0.4—2.8	> 10
12	Вятка	1986	Пос. Песковка Кировской обл.—г. Вятские Поляны	1100	0.5—2.4	> 10
13	Уста	1987	Р. пос. Урень Нижегородской обл.—устье	110	0.4—1.8	> 10
14	Ветлуга	1987	Устье р. Уста—устье	170	< 0.1—4.1	> 10
15	Волга (Ахтуба)	1988	Г. Ср. Ахтуба—с. Михайловка Астраханской обл.	290	1.4—5.1	6—> 10
16	Сережа	1989	С. Пошатово Нижегородской обл.—устье	300	< 0.1—1.0	5—> 10
17	Пижма	1989	Ст. Шерстки Нижегородской обл.—устье	230	0.3—3.7	> 10
18	Вятка	1989	Г. Советск—г. Вятские Поляны	310	0.9—2.1	> 10
			Итого	5000	< 0.1—10	0—> 10
			Днепровский бассейн			
19	Сейм	1984	Г. Льгов—устье	500	0.7—5.4	> 10
20	Десна	1984	Устье р. Сейм—устье	360	0.6—3.7	7—> 10
21	Днепр	1984	Устье р. Десны—г. Канев	150	< 0.1—0.6	2—> 10
22	Псёл	1990	Г. Обоянь—устье	650	< 0.1—6.3	0—> 10
			Итого	1660	< 0.1—6.3	0—> 10

популяций *Sagittaria sagittifolia* ряда рек европейской части СССР на территории, протянувшейся на 1500 км с севера на юг и на 800 км с запада на восток. Пройдено по водным маршрутам свыше 6500 км, обследовано более 57 тыс. растений. В зависимости от плотности произрастания стрелолиста и протяженности маршрута через определенное расстояние (1—5 км) отбирали от 20 до 40 растений, у которых анализировали половую структуру соцветий.

Из экологических факторов определяли скорость течения воды (гидрометрической вертушкой ГВ-21М) и количество растворенного кислорода. Пределы варьирования этих показателей представлены в табл. 1.

S. sagittifolia — растение стоячих или малоподвижных вод. Показано, что скорость течения менее 0.5 км/ч не влияет на половую дифференциацию растений, так же как и насыщенность воды кислородом свыше 6 мг/л (Сидорский и др., 1984а).

Результаты исследования и их обсуждение

Соцветие *S. sagittifolia* описывается в ботанической литературе как простая мутовчатая кисть, в которой нижняя мутовка содержит 3 пестичных цветка, следующая — 3 пестичных или 3 тычиночных цветка, все остальные мутовки — по 3 тычиночных цветка (Маевский, 1964; Цвелев, 1979; и др.). На территории европейской части СССР мы не обнаружили ни одной (!) популяции растений, соцветия которых отвечали бы вышеприведенной характеристике. Уже в первой экспедиции (р. Сережа, 1975 г.) были описаны растения со сложными соцветиями, у которых в первой мутовке центральной кисти формировалась боковая кисть, состоящая из мутовок с тычиночными цветками (Сидорский, Деев, 1981). Модификация простых и сложных соцветий шла за счет различного количественного сочетания в первой и второй мутовках тычиночных и пестичных цветков. Анализ табл. 2 показывает, что в популяциях некоторых рек (Мокша, Бужа, Пра, Колпь, Сейм, Днепр) большинство растений образует сложные соцветия, а число модификаций простых и сложных соцветий превышает несколько десятков (простые соцветия популяций рек: Сейм — 56, Пра — 49, Псёл — 38: сложные соцветия популяций рек: Сейм — 102, Мокша — 91, Пра — 85).

Таким образом, у *S. sagittifolia* «соцветие — простая или сложная мутовчатая кисть с одной или несколькими боковыми мутовчатыми кистями, отходящими из нижней мутовки центральной кисти. В большинстве случаев мутовки трехчленные (трехцветковые) с преобладанием пестичных цветков в двух нижних мутовках и тычиночными цветками — в остальных. Вид полиморфен по половой характеристике структуры соцветий за счет модификаций двух нижних мутовок центральной кисти по числу и полу находящихся в них цветков. Мутовки боковой кисти в большинстве случаев трехчленные, состоящие из тычиночных цветков» (Сидорский и др., 1986 : 1088).

Особенности сексуализации растений *S. sagittifolia* рассматриваются в данной работе на трех уровнях: дается характеристика особенности половой дифференциации растений на организменном уровне, т. е. на уровне отдельной особи; описываются особенности направленности сексуализации целых популяций рек; сопоставляются популяции рек двух больших бассейнов — Волжского и Днепровского.

I. ХАРАКТЕРИСТИКА СОЦВЕТИЙ *S. SAGITTIFOLIA*

Пол цветков. На основе анализа особенностей половой структуры соцветий ряда видов рода *Sagittaria* некоторые исследователи сделали заключение о том, что исходным соцветием растений этого рода была сложная мутовчатая кисть с обоеполыми цветками (Charlton, 1973; Singh, Sattler, 1977; Wooten, Brown, 1983). Появление обоеполых цветков у *S. sagittifolia* отмечено в ряде работ (Цвелев, 1982; и др.), хотя в большинстве определителей и флор эта особенность данного вида не рассматривается. В наших экспедициях растения с обоеполыми цветками обнаружены в популяциях рек Ветлуги (17.5% растений), Пьяны (2.8%), Пра (3.7%), т. е. в очень ограниченных районах с благоприятными экологическими условиями существования. При этом обоеполые цветки чаще встречались в первой мутовке (73%), чем во второй (27%). Если рассматривать этот атавистический признак применительно ко всем изученным нами растениям, то оказывается, что данная форма цветков встречается у стрелолиста обыкновенного редко (2.3% от всех растений Волжского бассейна и 1.8% от основной совокупности всех особей).

Таким образом, раздельнополость цветков у *S. sagittifolia* строго контролируется наследственным механизмом. Возникающие формы с обоеполыми цветками, вероятно, быстро элиминируются из популяций.

ТАБЛИЦА 2

Общая характеристика популяций стрелолиста обыкновенного рек Волжского и Днепровского бассейнов

№ п/п	Популяции рек, год исследования	Число проанализированных растений	Частота встречаемости растений, %			Число модификаций соцветий	
			с простым соцветием		со сложным соцветием	простых	сложных
			всего	в том числе с типичным (в % от числа растений с простым соцветием)			
			Волжский бассейн				
1	Сережа, 1975	3048	82.2	55.7	17.8	11	10
2	Сережа, 1976	3420	92.7	54.4	7.3	14	9
3	Сережа, 1978	3584	88.8	52.8	11.2	14	9
4	Сережа, 1989	3211	69.4	28.1	30.6	25	17
5	Керженец	2940	80.4	46.1	19.6	10	10
6	Теша	2895	72.2	60.2	27.8	9	29
7	Мокша	2760	36.3	44.0	63.7	16	91
8	Пьяна	2190	79.3	84.3	20.7	8	8
9	Ветлуга, 1982	3750	97.6	53.6	2.4	28	4
10	Ветлуга, 1987	830	77.4	68.0	22.6	16	13
11	Бужа	510	31.4	34.5	68.6	22	17
12	Пра	7920	28.6	17.9	71.4	49	85
13	Колпь	980	25.0	19.7	75.0	11	26
14	Вятка, 1986	70	—	—	—	—	—
15	Вятка, 1989*	213	85.5	76.6	14.5	8	11
16	Уста	4840	88.1	29.5	11.9	22	10
17	Ахтуба*	1200	28.7	11.5	71.3	31	55
18	Пижма	80	90.0	70.3	10.0	6	6
	Итого	44 441	67.8	46.0	32.2	86	241
			Днепровский бассейн				
19	Сейм	4590	46.6	30.6	53.4	56	102
20	Десна	330	60.6	4.1	39.4	13	15
21	Днепр	1390	26.6	18.9	73.4	28	25
22	Псёл	6740	51.8	57.0	48.2	38	56
	Итого	13 050	47.5	43.9	52.5	64	142

Примечание. * Стрелолист в русле реки не рос, а был обнаружен в старицах, ериках, приречных озерах; «—» — растения на день анализа (2-я декада августа) не цвели.

Число цветков в мутовках. Мутовки *S. sagittifolia*, согласно литературным данным, содержат 3 цветка. В действительности в популяциях всех изученных рек имелись растения с самым разнообразным числом цветков в мутовках: одни не имели цветков совсем, другие имели такое количество, которое значительно превышало норму (рис. 1). В первой мутовке не имели цветков (в результате отмирания их зачатков на ранних этапах органогенеза) 4.3% растений популяций рек Днепровского бассейна (Сидорский и др., 1986). В популяциях рек Волжского бассейна таких особей не обнаружено; 2 цветка в первой мутовке имелось примерно в каждом 6-м растении в популяциях рек обоих бассейнов. Чаще всего в первой мутовке было 3 цветка (70.4 и 57.2% особей популяций бассейнов рек Волги и Днепра); 5 цветков в мутовке встречалось значительно реже (1.7 и 1.3% соответственно), и только примерно 1 растение из 1000 имело в первой мутовке 6 цветков. Число цветков во второй мутовке более строго контролируется генотипом растений. Только 11.6% особей в реках Волжского бассейна и 5.4%

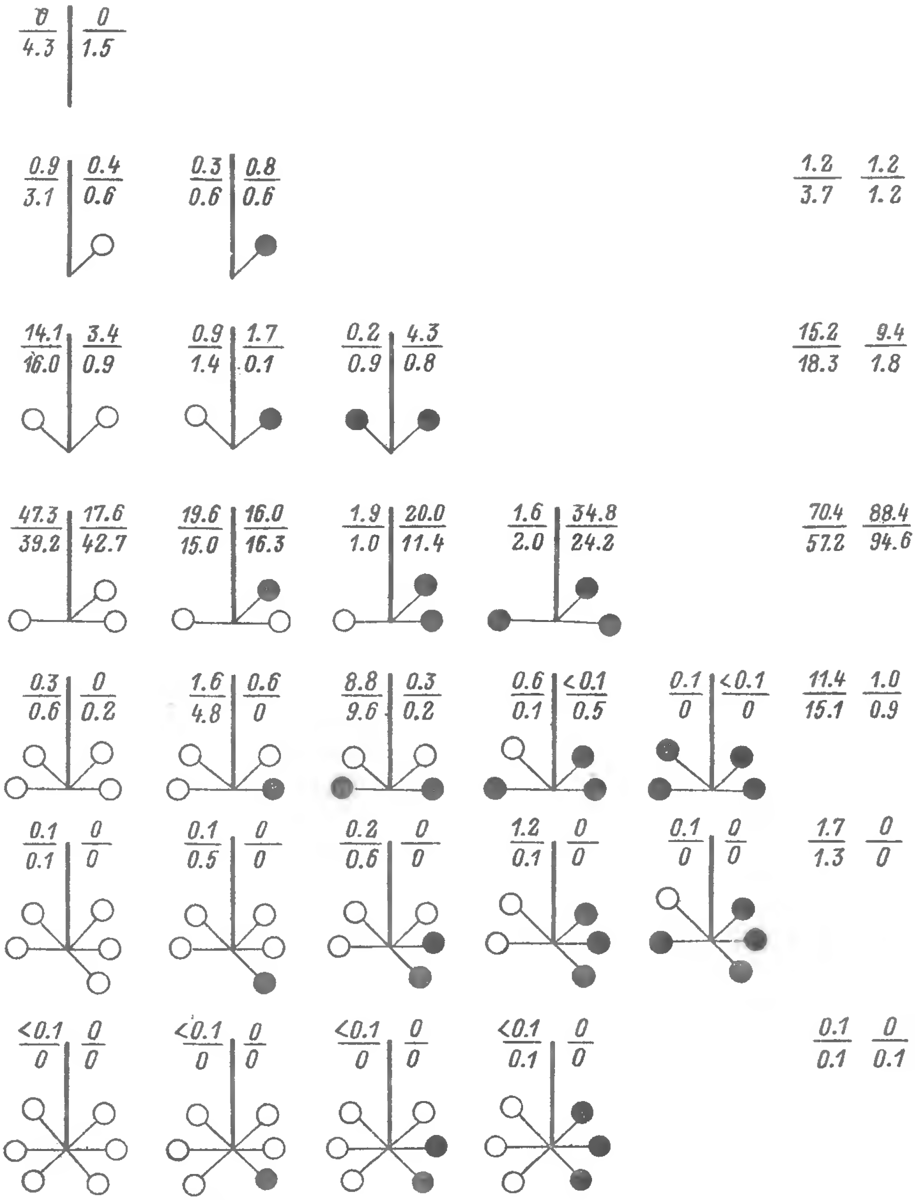


Рис. 1. Число цветков в первой и второй мутовках соцветий стрелолиста обыкновенного (в % от общего числа проанализированных растений популяций рек отдельных бассейнов).

Цифры на схематическом рисунке мутовки: слева — показатели первой мутовки, справа — второй. Цифры справа рисунка — суммарные данные по числу цветков отдельных категорий мутовок. В числителе — данные популяций рек бассейна Волги, в знаменателе — Днепра. Черные кружки — тычиночные цветки, светлые — пестичные.

Днепровского имели в этой мутовке больше или меньше 3 цветков. Важно подчеркнуть, что у подавляющего большинства растений в третьей мутовке формируется только 3 цветка.

Таким образом, по мере возрастания порядкового номера мутовок снижается модификационная изменчивость такого важного показателя сексуализации соцветия, как число цветков в мутовке.

Минимальное число пестичных цветов в первой мутовке — 0, максимальное — 6 (Волжский бассейн) и 5 (Днепровский); минимальное число тычиночных цветков — 0, максимальное — 4 (Волжский бассейн) и 3 (Днепровский). Минимальное число пестичных цветков во второй мутовке — 0, максимальное — 3 (Волжский бассейн) и 4 (Днепровский); минимальное число тычиночных цветков — 0, максимальное — 4 (Волжский бассейн) и 3 (Днепровский). В целом варьирование по количеству тычиночных и пестичных цветков несколько выше в первой мутовке, чем во второй, при стабильном числе тычиночных цветков в третьей мутовке.

Соотношение тычиночных и пестичных цветков в мутовках. Согласно известным ботаническим описаниям (Маевский, 1964; и др.), в первой мутовке соцветий *S. sagittifolia* формируется 3 пестичных цветка. Фактически только 47.3% растений популяций рек Волжского бассейна и 39.2% особей популяций рек Днепровского бассейна имели такую мутовку в соцветиях. Во второй мутовке должно быть 3 пестичных или 3 тычиночных цветка. Растений с таким соцветием насчитывалось 52.4% в популяциях рек Волжского бассейна и 66.9% — Днепровского, при этом важно отметить, что у растений рек первого бассейна чаще формировались тычиночные цветки (34.8%), а у растений рек второго — пестичные (42.7%).

На рис. 1 представлено все многообразие модификаций первой и второй мутовок по соотношению тычиночных и пестичных цветков.

Распространенными модификациями первых мутовок, кроме мутовок с 3 пестичными цветками, были: у растений рек Волжского бассейна — 2 ♀ 1 ♂ (19% от всех проанализированных растений), 2 ♀ (14%), 2 ♀ 2 ♂ (8.8%), у растений рек Днепровского бассейна — 2 ♀ (16%), 2 ♀ 1 ♂ (15%), 2 ♀ 2 ♂ (9.6%).[1]

Наиболее распространенными модификациями у вторых мутовок, кроме 3 ♀ и 3 ♂, были: у растений рек Волжского бассейна — 1 ♀ 2 ♂ (20%), 2 ♀ 1 ♂ (16%), 2 ♂ (4.3%); Днепровского — 2 ♀ 1 ♂ (16.3%), 1 ♀ 2 ♂ (11.4%), 2 ♀ (0.9%).

На рис. 1 представлены все встреченные нами модификации первой и второй мутовок (не было обнаружено растений со следующими количеством и соотношением разнополых цветков в этих мутовках: 5 ♂, 2 ♀ 4 ♂, 1 ♀ 5 ♂, 6 ♂). У растений популяций рек Волжского бассейна первая мутовка представлена 23 модификациями, вторая — 13; у растений Днепровского бассейна — 19 и 14 соответственно.

Итак, по мере повышения порядка мутовок снижается их разнообразие, если учесть, что у подавляющего большинства растений в третьей и последующих мутовках формируется только 3 тычиночных цветка.

Число мутовок. В ботанической литературе нет сведений о числе мутовок в соцветиях *S. sagittifolia*. По нашим наблюдениям, этот показатель варьирует у стрелолиста в широких пределах, начиная от соцветий с одной мутовкой (популяции рек Усты и Пижмы) и кончая гигантскими соцветиями с 15 мутовками (растения рек Бужы и Мокши). Так, в популяции стрелолиста р. Уста более 38% растений имели три и менее мутовок в соцветии, в то время как в популяции р. Мокша таких растений не было совсем, а у большинства особей (76.8%) формировалось семь и более мутовок в соцветии (Сидорский и др., 1989). В среднем по всем популяциям наиболее часто встречаются простые соцветия, состоящие из шести-восьми мутовок, при этом в сложных соцветиях формируется на две-три мутовки больше, чем в простых.

II. ХАРАКТЕРИСТИКА ОСОБЕННОСТЕЙ ПОЛОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

Половая структура соцветий. Направленность половой дифференциации раздельнополых однодомных растений определяется соотношением тычиночных и пестичных цветков. У долгоцветущих видов имеет значение порядок появления

---

[1] Пол цветков обозначен знаками ♀, ♂, цифра перед знаком обозначает количество цветков.

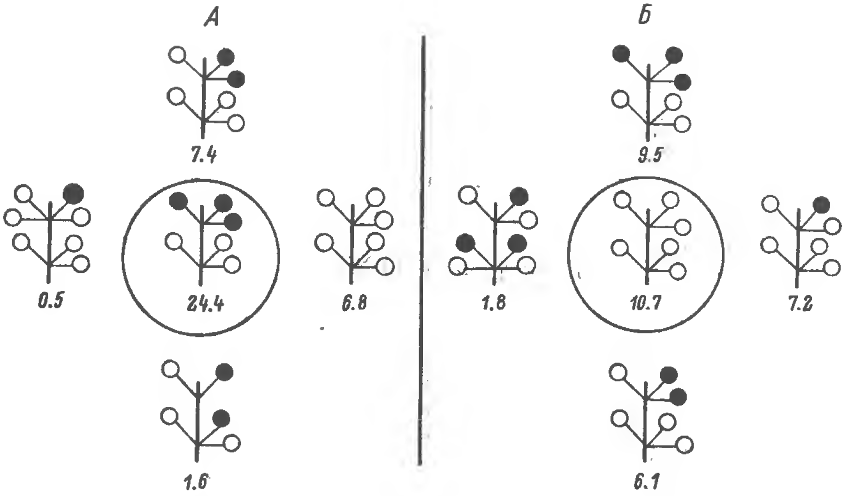


Рис. 2. Наиболее распространенные модификации простых соцветий.

Бассейны: *А* — Волжский, *Б* — Днепровский. Цифры — % от общего числа растений соответствующего бассейна.

однополых цветков, так как в определенные периоды онтогенеза такие растения могут формировать цветки только одного пола и потому в данный момент исполнять в популяции роль не однодомного раздельнополого, а мужского или женского растения (Сидорский, 1989). У стрелолиста обыкновенного две нижние мутовки имеют решающее значение в определении как общей направленности сексуализации соцветия и растения в целом, так и архитектоники разнополых цветков в соцветии.

На рис. 2 и 3 показаны самые распространенные простые и сложные соцветия популяций рек Волжского и Днепровского бассейнов. Только в 31.2% особей популяций рек Волжского бассейна и в 20.2% Днепровского формируются соцветия (3 ♀—3 ♀, 3 ♀—3 ♂), которые приписываются в ботанической литературе всем особям этого вида (формула первой мутовки отделена от формулы второй знаком тире).

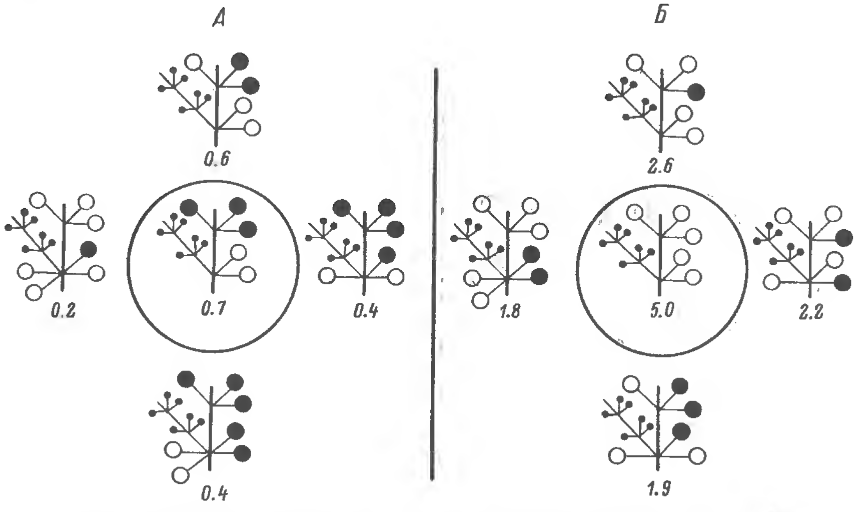


Рис. 3. Наиболее распространенные модификации сложных соцветий.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

Сложные соцветия *S. sagittifolia* были нами впервые описаны в 1975 г. во время первой экспедиции по р. Сереже, хотя, естественно, растения с такими соцветиями всегда присутствовали в популяциях этого вида. Удельный вес таких особей в отдельных популяциях очень высок (табл. 2). Самые распространенные сложные соцветия как в волжских (2 ♀—3 ♂), так и в днепровских (2 ♀—3 ♀) популяциях являются производными простых соцветий, у которых в первой мутовке вместо одного пестичного цветка формируется боковая мутовчатая кисть, состоящая из тычиночных цветков. При сочетании первой и второй мутовок, различающихся по числу и полу цветков в них, создается разнообразие как простых, так и сложных соцветий.

На рис. 1 представлены суммарные данные по частоте встречаемости тех или иных модификаций первой и второй мутовок. При этом необходимо отметить, что на данной схеме представлены модификации, которые встречались не менее 10 раз в популяциях рек Днепровского бассейна и 30 — в популяциях рек Волжского. Согласно рис. 1, можно подсчитать, что теоретически ожидали найти в популяциях рек Волжского бассейна 299 модификаций простых и столько же модификаций сложных соцветий (фактически обнаружено модификаций: простых — 86, сложных — 241), а в популяциях рек Днепровского бассейна — 266 разных форм соцветий (найдено модификаций: простых — 64, сложных — 142).

Таким образом, нами описана лишь часть соцветий *S. sagittifolia*, хотя, вероятно, есть генетически «запрещенные» модификации как первой, так и второй мутовок. Так, например, не было найдено ни одного растения с 5 или 6 тычиночными цветками в первой либо во второй мутовке или такие сочетания цветков, как 2 ♀ 4 ♂. Кроме того, не найдено растений, у которых во второй мутовке было бы 5 или 6 цветков при любом сочетании тычиночных и пестичных цветков. В то же время в популяциях всех рек встречались уникальные половые формы соцветий, которые у простых соцветий обусловливались следующими факторами: а) появлением в третьей мутовке пестичных цветков, б) фор-мированием в первой и (или) второй мутовках обоеполых цветков. Сложным соцветиям, кроме вышеотмеченных факторов, были свойственны следующие модификации: а) появление боковой кисти одновременно как в первой, так и во второй мутовках, б) увеличение числа боковых кистей в первой мутовке до 3.

Итак, с учетом уникальных соцветий можно говорить о том, что число модификаций половой структуры соцветий *S. sagittifolia* составляет несколько тысяч. Некоторые из них встречаются относительно часто, другие — с небольшой, но постоянной частотой, третьи — очень редко. Некоторые из теоретически возможных сочетаний первой и второй мутовок, например 6 ♀—6 ♀ или 6 ♀—6 ♂, не встречаются никогда, хотя и в этом случае нельзя быть категоричным. Так, в популяции р. Уста нами обнаружены растения, у которых все мутовки соцветий были не 3-, а 4-членными (Сидорский и др., 1989). Таких соцветий ни в одной популяции мы больше не нашли. Это свидетельствует о том, что могут существовать популяции или отдельные небольшие участки в популяциях, в которых особи имеют соцветия, уникальные по своей половой характеристике.

Сексуализация растений. Направленность половой дифференциации однодомных раздельнополых растений определяется по соотношению тычиночных и пестичных цветков. У *S. sagittifolia* пестичные цветки формируются в двух нижних мутовках, и если учесть, что цветение соцветия происходит акропетально, то станет ясно, что во многом плодоношение растений определяется не только количеством пестичных цветков в этих мутовках, но и формированием в них тычиночных цветков как доноров необходимой пыльцы. В связи с этим для популяции *S. sagittifolia* особое значение имеет направленность половой дифференциации двух нижних мутовок. Начиная с третьей мутовки в соцветиях формируются в подавляющем большинстве случаев только тычиночные цветки. Однако их количество имеет определенное значение, так как растянутый период формирования этих цветков определяет тот отрезок времени, в который данная популяция имеет источники пыльцы для опыления пестичных цветков поздно зацветших растений.

В табл. 3 представлены основные показатели направленности половой дифференциации отдельных популяций рек бассейнов Волжского и Днепровского. Отмечено, что в двух нижних мутовках всех популяций образуются цветки обоих полов, но их количественное соотношение различно в популяциях, произрастающих в контрастных экологических условиях среды (Сидорский и др., 1989). Так, на границах ареала волжской совокупной популяции (реки Уста, Пижма, Вятка) тычиночных цветков в этих мутовках простых соцветий было менее 2, в то время как в центре данной популяции в экологически благоприятных условиях среды для стрелолиста (реки Мокша, Сережа, Пьяна, Колпь) этих цветков в нижних мутовках было более 3. Обратная зависимость отмечена для пестичных цветков простых соцветий, при этом различие между популяциями рек Усты и Пьяны составило 2 пестичных цветка. Для растений рек Днепровского бассейна (по сравнению с Волжским) характерна меньшая вероятность формирования в двух нижних мутовках простых соцветий тычиночных цветков, что связано с более «жесткими» в реках данного бассейна экологическими условиями произрастания (Сидорский и др., 1986). Соотношение разнополых цветков как в двух нижних мутовках, так и в простых соцветиях сдвигалось в сторону преобладания женских цветков при ухудшении условий произрастания растений.

Примерно аналогичная зависимость соотношения тычиночных и пестичных цветков для двух нижних и всех мутовок отмечена и у сложных соцветий. В целом соотношение цветков в сложных соцветиях сдвинуто в сторону преобладания мужских цветков по сравнению с простыми соцветиями за счет увеличения числа мутовок центральной кисти и формирования боковой кисти, в которой образуются только тычиночные цветки.

Плодоношение. Нами была предпринята попытка связать семенную продуктивность *S. sagittifolia* с особенностями половой структуры соцветий (Сидорский и др., 1984б). Было показано, что у простых соцветий пестичные цветки первой мутовки формируют больше семян, чем цветки второй. Чем больше пестичных цветков, тем больше мутовка образует семян, если число цветков этого пола не превышает 3. Пестичные цветки сложных соцветий формируют меньше семян, чем цветки простых соцветий, что, вероятно, связано с расходом пластических веществ на образование боковой кисти.

Масса 1 000 семян первой мутовки была выше, чем масса семян второй, при этом простые соцветия по этому показателю превосходили сложные.

III. ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЛОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ РАСТЕНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ РЕК ВОЛЖСКОГО И ДНЕПРОВСКОГО БАССЕЙНОВ

Суммируя и усредняя все полученные данные по популяциям рек этих двух бассейнов, можно сделать следующие заключения. Для популяций рек Волжского бассейна характерно преобладание растений с простым соцветием, а Днепровского — со сложным (табл. 2). Число модификаций как простых, так и сложных соцветий было больше у растений рек первого бассейна. Число пестичных цветков было больше у растений рек Днепровского бассейна, в то время как число тычиночных цветков в двух нижних мутовках было больше у растений рек Волжского бассейна. Соотношение раздельнополых цветков как в простых, так и в сложных соцветиях в двух нижних мутовках и в соцветиях в целом было сдвинуто в сторону преобладания мужских цветков у растений популяций рек Волжского бассейна по сравнению с растениями популяций рек Днепровского бассейна. Как указывалось выше, растения стрелолиста обыкновенного с обоеполыми цветками отмечены только в реках Волжского бассейна как показатель

ТАБЛИЦА 3

Направленность половой дифференциации растений стрелолиста обыкновенного в популяциях рек Волжского и Днепровского бассейнов

№ п/п	Популяции рек, год исследования	Простое соцветие				Сложное соцветие			
		число цветков и их соотношение в двух нижних мутовках			соотношение цветков в целом соцветии	число цветков и их соотношение в двух нижних мутовках			соотношение цветков в целом соцветии
		♂	♀	♂/♀		♂	♀	♂/♀	
					Волжский бассейн				
1	Сережа, 1975	3.2	3.3	0.97	5.50±0.19	3.4	3.3	1.03	8.16±0.23
2	Сережа, 1976	3.1	3.4	0.91	5.13±0.22	3.3	3.1	1.06	7.95±0.19
3	Сережа, 1978	2.9	3.4	0.85	5.44±0.40	3.4	3.1	1.10	9.02±0.15
4	Сережа, 1989	3.9	3.1	1.26	7.43±0.31	3.5	2.8	1.25	10.05±0.16
5	Керженец	2.5	3.1	0.81	3.17±0.18	2.7	3.4	0.79	7.54±0.21
6	Теша	3.0	3.2	0.94	4.06±0.09	2.9	4.0	0.72	7.14±0.17
7	Мокша	3.6	2.9	1.24	8.16±0.28	2.8	3.4	0.82	12.05±0.22
8	Пьяна	3.4	2.5	1.36	5.12±0.21	3.1	3.7	0.84	9.22±0.17
9	Ветлуга, 1982	2.0	4.2	0.48	3.33±0.16	3.0	3.4	0.88	6.98±0.20
10	Ветлуга, 1987	1.7	4.0	0.42	3.84±0.09	2.5	3.8	0.66	6.15±0.21
11	Бужа	2.5	3.7	0.68	6.15±0.19	2.5	3.4	0.76	10.12±0.15
12	Пра	2.6	3.4	0.76	4.64±0.16	2.5	3.6	0.69	7.92±0.08
13	Колпь	3.4	3.1	1.10	5.18±0.27	2.2	3.5	0.63	10.54±0.13
14	Уста	1.9	4.5	0.42	1.30±0.15	2.3	3.8	0.61	3.22±0.10
15	Ахтуба	2.7	3.0	0.90	5.37±0.24	2.9	3.5	0.83	11.72±0.31
16	Пижма	1.1	4.0	0.28	2.14±0.14	1.7	3.9	0.44	3.06±0.16
17	Вятка	1.5	4.3	0.35	2.06±0.11	1.9	4.1	0.46	3.29±0.10
	В целом в реках бассейна	2.8	3.2	0.87	4.55±0.21	2.8	3.6	0.77	8.14±0.24
					Днепровский бассейн				
18	Сейм	1.0	3.7	0.27	3.14±0.17	2.0	3.7	0.54	6.11±0.24
19	Десна	0.9	4.0	0.22	3.51±0.21	3.1	3.8	0.82	8.07±0.18
20	Днепр	1.9	3.2	0.59	4.10±0.14	2.2	4.0	0.55	5.99±0.25
21	Псёл	1.4	3.4	0.41	3.92±0.14	2.6	3.6	0.72	7.85±0.15
	В целом в реках бассейна	1.2	3.5	0.34	3.74±0.16	2.4	3.7	0.65	7.03±0.20

экологически благоприятных условий произрастания для этого вида в некоторых регионах, в то время как мужские соцветия (мужские растения) обнаружены только в популяциях Днепровского бассейна как индикатор «жестких» условий жизнеобитания растений и как возможный показатель перехода растений с однодомной половой основы на двудомную.

IV. СТРЕЛОЛИСТ ОБЫКНОВЕННЫЙ – БИОИНДИКАТОР УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Многолетние наблюдения за изменением особенностей половой дифференциации *S. sagittifolia* в пределах популяции одной и той же реки, а также сравнение популяций рек одного и того же бассейна позволили установить тесную взаимосвязь сексуализации растений с условиями среды обитания. По мере ухудшения экологической среды (уменьшения содержания растворенного кислорода в воде, увеличения концентрации вредных соединений, повышения скорости течения и т. д.) в популяции растений происходит следующее: снижается число особей со сложным соцветием вплоть до их полного исчезновения; увеличивается среди растений с простым соцветием число особей с типичным соцветием (3 пестичных цветка в первой нижней или двух нижних мутовках и 3 тычиночных – в остальных); снижается число модификаций как простых, так и сложных соцветий; наблюдается сдвиг в соотношении тычиночных и пестичных цветков в сторону преобладания женских цветков и увеличение процента мужских особей у растений популяций рек Днепровского бассейна (Сидорский, Деев, 1981; Сидорский и др., 1989).

Нами была проведена работа по определению концентрации в р. Теше нефтепродуктов, поверхностно-активных веществ и хлорорганических соединений (Сидорский и др., 1984а). Было показано, что особенности половой дифференциации *S. sagittifolia* могут не только служить индикатором наличия в воде вредных соединений, но и являться показателем их концентрации в водной среде. Д. А. Криволуцкий (1982 : 4) отмечал: «...данные биоиндикаторных наблюдений позволяют получить более объективные сведения о состоянии окружающей среды, чем физические или химические исследования, так как животные и растения постоянно контактируют с загрязнителями..., а физико-химические исследования проводятся периодически и далеко не по всем параметрам, которые могут иметь значение в жизни живых организмов». Многолетние наблюдения за одной и той же популяцией стрелолиста обыкновенного р. Сережи (1975, 1976, 1978 и 1989 г.) показали, что этот вид цветковых растений, вероятно, одним из первых может быть использован не только как биологический индикатор состояния водной среды, но и как средство мониторинга за ее изменением.

Таким образом, одной из важных биологических особенностей *S. sagittifolia* является исключительная лабильность половой структуры соцветий этого вида. Она связана с созданием условий для максимального формирования полноценных семян за счет как образования в популяции оптимального числа пестичных цветков, так и формирования такого количества тычиночных цветков, которое обеспечит их опыление. Изменение условий среды ведет к модификациям половой структуры соцветий на уровнях отдельных особей и всей популяции. Такая гибкая система половой дифференциации *S. sagittifolia* дает возможность этому виду произрастать в «жестких» экологических условиях, когда остальные водные и земноводные растения существовать уже не могут. Мы многократно наблюдали это во время всех экспедиций по рекам Волжского и Днепровского бассейнов.

Высокая пластичность стрелолиста обыкновенного по многим биологическим характеристикам, в том числе и половой дифференциации растений, свидетельствует об уникальном сочетании у этого вида наследственных механизмов адаптации к самым различным условиям существования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаджанян А. М. Половой полиморфизм // Биол. журн. Армении. 1987. Т. 40. № 1. С. 11—19. — *Деев С. В.* Стрелолист // Химия и жизнь. 1984. № 6. С. 36—37. — *Криволуцкий Д. А.* Предисловие // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М.: Наука, 1982. С. 3—4. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 881 с. — *Сидорский А. Г.* Изменение направленности процесса половой дифференциации растений под влиянием физиологически активных соединений // Усп. совр. биол. 1978. Т. 8. Вып. 1. С. 111—124. — *Сидорский А. Г.* Характеристика генетического контроля половой дифференциации огурцов в онтогенезе // Онтогенез. 1989. Т. 20. № 1. С. 87—95. — *Сидорский А. Г., Деев С. В.* Изменение направленности половой дифференциации стрелолиста обыкновенного, ежеголовников прямого и всплывшего от верховья до устья реки Сережи // Экология. 1981. № 6. С. 88—90. — *Сидорский А. Г., Деев С. В., Родинов В. Н.* и др. Половая структура соцветий стрелолиста обыкновенного *Sagittaria sagittifolia* L. как биоиндикатор экологических условий существования водных организмов // Экология. 1984а. № 3. С. 67—70. — *Сидорский А. Г., Деев С. В., Родинов В. Н.* и др. Половая структура соцветий *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) в популяциях некоторых рек Волжско-Окского бассейна // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 9. С. 1173—1183. — *Сидорский А. Г., Баранов С. В., Булгачев А. Н., Емельянов А. А.* Характеристика половой структуры соцветий *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) в популяциях некоторых рек бассейна Днепра по сравнению с популяциями рек Волжско-Окского бассейна // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1076—1088. — *Сидорский А. Г., Копосов А. Г.,* *Терзян А. С., Шеманаев В. А.* Особенности половой дифференциации *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) в различных регионах ареала волжской популяции // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 816—825. — *Цвелев Н. Н.* Семейство *Alismataceae* Vent. — Частуховые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 156—167. — *Цвелев Н. Н.* Семейство частуховые // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 12—17. — *Charlton W. A.* Studies in the *Alismataceae*. II. Inflorescence of *Alismataceae* // Can. Bot. 1973. Vol. 51. N 5. P. 775—789. — *Singh V., Sattler R.* Development of the inflorescence and flower of *Sagittaria cuneata* // Can. J. Bot. 1977. Vol. 55. N 8. P. 1087—1105. — *Wooten J. W., Brown S. A.* Observations of inflorescence patterns and flower sex in population of *Sagittaria papillosa* Buch. (*Alismataceae*) // Aquatic Bot. 1983. Vol. 15. N 4. P. 409—418.

Арзамасский педагогический институт
им. А. П. Гайдара

Получено 5 III 1991

УДК 581.9 (571. 6—18)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 3

В. Б. Куваев, А. П. Хохряков

ФЛОРА ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ КОЛЫМСКОГО НАГОРЬЯ

W. B. KUVAJEV, A. P. KHOKHRJAKOV. FLORA OF THE EASTERN PART OF THE KOLYMA UPLAND

В 17 пунктах Колымского нагорья в 1972—1982 гг. выявлено 582 вида сосудистых растений. Для каждого из них приведены номера пунктов, где он встречен; для большинства видов из пунктов *1* (Омсукчан) и *5* (Ирча) указаны пределы высотного распределения и высотная приуроченность максимального обилия произрастания (в м над ур. м.).

Данным сообщением мы завершаем серию работ о флоре отдельных районов северо-востока СССР, начатую публикацией списка и анализа флоры Ольского базальтового плато (Хохряков, Юрцев, 1974; Юрцев, Хохряков, 1975) и продолженную обзором сосудистых растений северо-восточной Якутии (Павлов, Хохряков, 1989). Здесь же мы даем список видов сосудистых растений восточной части Колымского нагорья — его наиболее высокой водораздельной территории, находящейся между побережьем Охотского моря с одной стороны и бассейнами среднего течения Колымы и Омолона — с другой, о флоре которых сообщалось ранее (Хохряков, 1978, 1981а,б; Куваев, 1986, 1990).

Далее указаны пункты и годы сборов[1] (см. рисунок).

1 — пгт Омсукчан (районный центр Магаданской обл. близ Охотско-Колымского водораздела), 1972, 1980, 1981 г., всего 276 видов;

2 — пос. Бостой (на р. Сугой ниже Омсукчана), 1980 г., 183 вида;

3 — перевал Капранова (западнее Омсукчана), 1972, 1980 г., 163 вида;

4 — перевал Галимый (южнее Омсукчана), 1972 г., 168 видов;

5 — р. Ирча (верховья р. Вилиги, стекающей в Охотское море), 1981 г., 290 видов;

6 — пос. Меренга (среднее течение р. Вилиги), 1972 г., 251 вид;

7 — прииск Аякс (северо-западнее Омсукчана), 1980 г., 197 видов;

8 — р. Буксунда (один из истоков р. Сугой), 1980 г., 211 видов;

9 — р. Эликчан (верховья Буксунды), 1980 г., 212 видов;

10 — р. Жданка (верховья р. Омолон у ее истоков), 1980 г., 281 вид;

11 — р. Правая Хадаранджа (верховья р. Омолон ниже Жданки), 1972 г., 275 видов;

---

[1] В пункте *1* сборы проводились А. П. Хохряковым и В. Б. Куваевым, в *5* — В. Б. Куваевым, в *15* — Г. Н. Егоровой, в *16* — Л. А. Журавковой, в *14* — анонимными геологами, во всех остальных пунктах — А. П. Хохряковым.

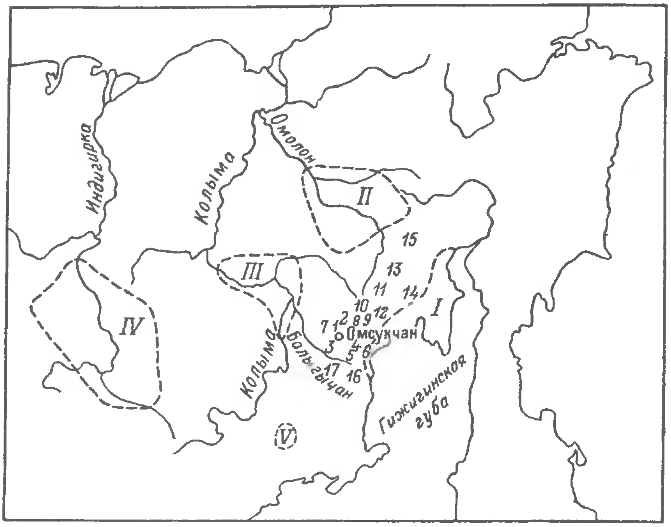


Схема расположения изученных пунктов (*1—17*).

Оконтурены пунктиром и обозначены римскими цифрами регионы, по которым флористические списки публиковались ранее: *I* — Хохряков, 1981б; *II* — Хохряков, 1978; *III* — Хохряков, 1981а; *IV* — Павлов, Хохряков, 1989; *V* — Хохряков, Юрцев, 1974.

12 — верховья р. Гижиги, 1972 г., 191 вид;
13 — р. Большая Авландя (правый приток р. Омолон), 1973 г., 280 видов;
14 — ручей Хивач (верховья р. Гижиги), 1972 г., 173 вида;
15 — верховья р. Кегали (правый приток р. Омолон), 1972 г., 207 видов;
16 — Верхнекупкинская впадина (верховья р. Балыгычан), 1982 г., 172 вида;
17 — пос. Верхний Балыгычан, 1972 г., 183 вида.

Звездочкой отмечены антропохорные виды.

Только для видов, встреченных В. Б. Куваевым (пункты *1* и *5*), приведены сведения о принадлежности к той или иной высотно-ценотической группе (ВЦГ): I — растения прибрежных сообществ лесного пояса; II — растения пояса древесной растительности; III — те же, но с захождением в высокогорья; IV — растения верхней границы древесной растительности и подгольцового пояса; V — высотные убиквисты; VI — растения, выклинивающиеся в средней части склонов; VII — растения гольцов, заходящие в леса; VIII — растения гольцов; IX — растения верхней части гольцового пояса. Приведены также данные о пределах распространения вида и (при наличии таковых) о высотной приуроченности максимального обилия произрастания вида[2] (в м над ур. м.; последняя цифра дана в скобках).

При определении объема таксонов учитывались важнейшие источники — отечественные (Арктическая флора СССР, 1960—1987; Ворошилов, 1982) и зарубежные (Hultén, 1968; Welsh, 1974), но в основном он дан по сводкам А. П. Хохрякова (1985, 1989).

Cystopteris dickieana R. Sim	— *5*; IV, 800—900
C. fragilis (L.) Bernh.	— *6, 10, 11, 13*
Woodsia glabella R. Br.	— *5—13*; IV, 800
W. ilvensis (L.) R. Br.	— *5, 7*; VIII, 1000—1100

---

[2] Пример: «*Dryopteris fragrans* (L.) Schott — *1—17*; VII, 500—1300 (1000)». Это значит, что вид встречается во всех 17 пунктах; в пунктах *1* и *5* он относится к VII ВЦГ, нижняя граница его распространения — 500, верхняя — 1300, приуроченность максимального обилия вида — 1000 м над ур. м.

Dryopteris fragrans (L.) Schott — *1—17*; VII, 500—1300 (1000)
Gymnocarpium robertianum (Hoffm.) Newm. var. *continentalis* V. Petr. — *1, 7, 11*; II, 600
Botrychium lunaria (L.) Sw. — *1, 5*; I, 500—600
Equisetum arvense L. — *1—17*; I, 500—600
E. fluviatile L. — *1*; I, 500
E. pratense L. — *1, 2, 5, 6, 13*; I, 500
E. scirpoides Michx. — *10, 11, 13*
E. variegatum Schleich. — *1, 2, 6, 8—15, 17*
Huperzia appressa (Desv.) A. et D. Löve[3] — *5, 7, 10, 11*; VIII, 825—1100
H. selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. — *5*; I, 600
Lycopodium dubium Zoega — *1, 2, 5, 6, 7, 13, 16*; II, 575—800
Diphasium alpinum (L.) Rothm. — *7, 16*
D. complanatum (L.) Rothm. — *2, 7*
D. tristachyum (Pursh) Rothm. — *2, 7*
Selaginella rupestris (L.) Spring — *1—17*; VII, 500—1300 (1200)
Larix cajanderi Mayr — *1—8, 16, 17*; III, 500—1100 (700)
Pinus pumila (Pall.) Regel — *1—17*; V, 500—1300 (700)
Juniperus sibirica Burgsd. — *1, 3, 5—7, 11*; II, 500—900
Sparganium hyperboreum Laest. — *1, 13, 16, 17*
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — *1—17*; VII, 500—1300 (1200)
H. odorata (L.) Beauv. — *6, 17*
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. — *1*; I, 500
A. latifolia (R. Br.) Griseb. — *1—17*; IV, 600—800
Agrostis kolymensis Kuv. et Khokhr. — *1, 7, 8, 13*; I, 500
Alopecurus aequalis Sobol. — *1, 8, 10, 13, 17*; I, 500
Calamagrostis angustifolia Kom. — *10*
G. deschampsioides Trin. — *10—13, 16*
C. groenlandica (Schrank) Kunth — *5*; I, 500—675
C. holmii Lange — *13, 15*
C. langsdorffii (Link) Trin. — *1—17*; I, 500
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. — *1—7, 11—14, 16, 17*; III, 600—1100 (700)
C. lapponica subsp. *sibirica* (V. Petrov) Tzvel. — *1*; II, 500—600
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. — *1—6, 8, 11—17*; II, 500—600
C. purpurascens R. Br. s. l. — *1*; IV, 700—1100
C. purpurea (Trin.) Trin. — *1, 5*; I, 500—600
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev. — *13—15*
D. sukatschevii (Popl.) Roshev. — *1—15*; I, 500
Trisetum molle Kunth — *1, 5, 10—17*; I, 500—600
T. spicatum (L.) K. Richt. — *1—13*; VI, 500—1300 (500)
Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitag. — *8—11*
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern. — *1, 2, 6*
Poa alpigena (Blytt) Lindm. — *1—17*; III, 500—1000 (600)
P. arctica R. Br. — *1—17*; IV, 800—900
P. attenuata Trin. — *1, 6, 7, 8, 11*
P. botryoides (Trin. ex Griseb.) Kom. — *13*
P. glauca Vahl. — *5, 9—15, 17*; VII, 600—1100 (1000)

---

[3] Вид дан в трактовке А. П. Хохрякова.

P. kolymensis Tzvel. — *4—7, 10*; VIII, 900—1100 (900)
P. lanata Scribn. et Merr. — *5*; IV, 700—1100
P. magadanica Kuv. — *4, 5*; VII, 700—1200 (1000)
P. malacantha Kom. — *5, 10, 11, 16*; VII, 700—1000
P. ochotensis Trin. — *1, 5*; III, 500—1200
P. palustris L. — *1, 6, 8, 12, 15, 17*
P. platyantha Kom. — *5*
P. paucispicula Scribn. et Merr. — *5, 9, 13*; II, 700—800
P. pratensis L. — *1, 2, 5*; I, 700—800
P. sergievskajae Prob. — *1, 5*; I, 500—600
P. tolmatchevii Roshev. — *10, 10*
P. sibirica Roshev. — *5, 8, 9, 10*; IV, 700
P. stepposa (Kryl.) Roshev. — *1*; I, 500
P. urssulensis Trin. — *5*; I, 500
Glyceria debilior (Trin.) Kudo — *1*
Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — *1, 2, 8, 10, 13*
Phippsia algida (Soland.) R. Br. — *13*
Puccinella hauptiana V. Krecz. — *1, 7*; I, 500
Festuca altaica Trin. — *1—17*; III, 500—1200 (600—700)
F. auriculata Drob. — *1, 5, 13, 15*; VII, 500—1300 (1000)
F. brachyphylla Schult. et Schult. f. — *1—17*; VIII, 800—1250
F. brevissima Jurtz. — *11*
F. hyperborea Holmen — *11*
F. ovina L. s. l. — *1, 5, 8, 10, 16*; II, 500—700
F. pseudosulcata Drob. — *2*
F. rubra L. s. l. — *1, 8, 10, 13, 17*
F. vivipara (L.) Smith — *13*
Bromus arcticus Shear — *13*
B. ircutensis Kom. — *5, 13, 15*
B. pumpellianus Scribn. — *1—17*; II, 500—700 (500)
Elymus confusus (Roshev.) Tzvel. subsp. *pilosifolius* Khokhr. — *1, 2, 7—9, 17*; I, 500
E. jacutensis (Drob.) Tzvel. — *1, 17*
E. kronokensis (Kom.) Tzvel. — *1, 2, 6—9, 11, 13*; III, 500—1000 (700)
E. macrourus (Turcz.) Tzvel. — *1, 2, 5, 8, 13, 17*
Elytrigia repens (L.) Nevsky — *1, 7*
Hordeum jubatum L. — *1, 7*; I, 500
Leymus interior (Hult.) Tzvel. — *1, 5, 6, 10, 11, 13*; I, 500—650
Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. — *2, 7, 8, 16, 17*
E. polystachyon L. — *1, 2, 16, 17*
E. callitrix Cham. ex C. A. Mey. — *7, 9, 10, 17*
E. medium Anderss. — *15, 17*
E. polystachyon L. — *1, 2, 16, 17*
E. russeolum Fries — *6—11, 16*
E. scheuchzeri Hoppe — *1—17*; II, 500—600
E.triste (Th. Fries) Hadač. et A. Löve — *1—16*
E. vaginatum L. — *1—17*; II, 500—600
Eaeothryon cespitosum (L.) A. Dietr. — *10*
Maximovicziella japonica (Maxim.) A. Khokhr. — *11, 16*
Eleocharis intersita Zinserl. — *2*
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. — *11, 13*

K. sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Boeck. — *11*
K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz. — *9*
Carex alticola Popl. ex Sukacz. — *7, 10*
C. appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük. — *1, 8, 17*
C. arctisibirica (Jurtz.) Czer. — *1, 5, 6, 11*
C. aterrima Hoppe — *8—10*
C. bonanzensis Britt. — *1*; I, 500
C. concolor R. Br. (*C. stans* Drej.) — *1—17*
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth. — *1—17*; II, 500—600
C. falcata Turcz. — *5*; III, 600—900 (700)
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor. — *5, 9, 10, 13*
C. glacialis Mackenz. — *11*
C. globularis L. — *1--17*; II, 500—600
C. gmelinii Hook. et Arn. — *1, 16*
C. gynocrates Wormsk — *1, 9, 12*
C. holostoma Drej. — *9*
C. juncella (Fries) Th. Fries. — *9, 10*
C. karoi (Freyn) Freyn — *10*
C. kreczetoviczii Egor. — *7, 8, 9*
C. lapponica O. F. Lang. — *1—17*; I, 500
C. ledebouriana C. A. Mey. ex Trev. — *7*
C. limosa L. — *11*
C. lugens H. T. Holm. — *3, 16*; IV, 700
C. media R. Br. — *1—17*; IV, 800
C. melanocarpa Cham. ex Trautv. — *1—17*
C. misandra R. Br. — *9, 11, 13*
C. mollissima Christ — 2, 7
C. obtusata Liljebl. — *11*
C. pallida C. A. Mey. — *1—17*; II, 500—800 (500)
C. pediformis C. A. Mey. — *11*
C. physocarpa C. Presl — *1*; I, 500
C. podocarpa R. Br. — *1—17*; III, 600—900 (600)
C. pseudodahurica A. Khokhr. — *16*
C. quasivaginata Clarke — *1—17*
C. rariflora (Wahlenb.) Smith. — *3, 4, 8—13*
C. redowskiana C. A. Mey. — *11, 13*
C. rhynchophysa C. A. Mey. — *1—8, 11, 12, 17*
C. rigidioides Gorodk. — *1—17*; VIII, 900—1200 (1200)
C. rotundata Wahlenb. — *1—17*
C. saxatilis L. — *1—17*; I, 500
C. scirpoidea Michx. — *5, 9—15*; IV, 800
C. tenuiflora Wahlenb. — *1, 2, 6—8*; I, 500
C. tripartita All. — *1—17*
C. vanheurckii Muell. Arg. — *1—17*; III, 500—1200 (700)
C. vesicata Meinsh. — *1, 2, 8, 10*
Juncus arcticus Willd. — *1*
J. biglumis L. — *1—15*
J. brachyspathus Maxim. — *1, 2, 6, 8, 17*
J. bufonius L. — *1, 17*
J. castaneus Smith. — *1—17*
J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz. — *1, 2, 7, 8*; II, 500—600
J. longirostris Kuvajev. — *1*; II, 550—600
J. triglumis L. — *13—17*
Luzula beringensis Tolm. — *3, 10, 13*

L. confusa Lindeb. — *1—17*; VIII, 800—1200 (1200)
L. kjellmaniana Miyabe et Kudo. — *1, 5*; I, 500
L. multiflora (Retz.) Lej. — *1—17*
L. nivalis (Laest.) Spreng. — *1—15*; I, 600
L. parviflora (Ehrh.) Desv. — *1, 2, 4, 12*; I, 500—675
L. rufescens Fisch. ex E. Mey. — *1—17*; I, 500—550
L. unalaschkensis (Buchenau) Satake — *5, 11, 13, 16*
L. wahlenbergii Rupr. — *9*
Tofieldia coccinea Richards. — *1—17*; VIII, 900—1000
T. pusilla (Michx.) Pers. — *10, 11, 13*
Veratrum oxysepalum Turcz. — *1—17*; IV, 600—800
Allium schoenoprasum L. — *1, 6*
A. strictum Schrad. — *1—17*; VIII, 1100
Llojdia serotina (L.) Reichenb. — *1—17*
Smilacina trifolia (L.) Desf. — *1, 17*
Iris setosa Pall. ex Link. — *1, 17*; I, 500
Corallorhiza trifida Chatel. — *6, 10, 11*
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm. — *11, 13*
Populus suaveolens Fisch. — *1, 2, 6—8, 14, 17*; I, 500—600 (500)
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. — *1, 2, 5—9, 12, 14, 17*; I, 500—600 (500)
Salix alaxensis Cov. — *1—16*; II, 500—700 (600)
S. arctica Pall. — *6, 9—11, 16*; VIII, 800—1100 (900)
S. boganidensis Trautv. — *1, 2, 6, 8*
S. chamissonis Anderss. — *10, 12, 16*
S. dshugdshurica A. Skvorts. — *1, 2, 7, 8*; I, 500
S. fuscescens Anderss. — *1—15*
S. glauca L. — *1, 5, 6, 11*; II, 500—600
S. hastata L. — *1—17*; II, 500—600 (500)
S. jurtzevii A. Skvorts. — *7, 17*
S. khokhriakovii A. Skvorts. — *3, 17*
S. krylovii E. Wolf. — *1—17*; III. 500—1200 (600)
S. lanata L. — *4, 6, 10—12*
S. myrtilloides L. — *1, 2, 8, 17*
S. phlebophylla Anderss. — *1, 6, 7, 9—11, 13, 15*
S. polaris Wahlenb. — *5, 10, 11, 13*; VIII, 1200
S. pseudopentandra (B. Floder.) B. Floder. — *1—17*
S. pulchra Cham. — *1—17*; II, 500—600 (500)
S. recurvigemmis A. Skvorts. — *6, 11*
S. reticulata L. — *4—6, 9—11, 13—15*; VIII, 800—900
S. richardsonii Hook. — *5*; IV, 900
S. rotundifolia Trautv. — *10, 11*
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. — *1—17*; VI, 500—1000 (500)
S. schwerinii E. Wolf. — *1, 2, 6, 7, 12, 17*; I, 500
S. sphenophylla A. Skvorts. — *13*
S. tschuktschorum A. Skvorts. — *1—17*; VIII, 800—1300 (1100—1200)
S. udensis Trautv. et C. A. Mey. — *1, 17*
S. xerophila B. Floder. — *1, 6, 17*; I, 500
Betula divaricata Ledeb. (*B. middendorffii* Trautv. et C. A. Mey.) — *1—17*; III, 500—1000 (500—600)
B. exilis Sukacz. — *1—17*; VI, 500—600, 900—1100
B. fruticosa Pall. s. l. — *1, 6, 17*; II, 600
Alnus fruticosa Rupr. — *1—9, 12—17*; IV, 500—1000 (700)
Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem. — *1, 6, 7*; I, 500

**U. platyphylla* Wedd. — *7*
Koenigia islandica L. — *1, 3, 13*
Rumex arcticus Trautv. — *8—15*
R. aquaticus L. — *1, 17*
Oxyria digyna (L.) Hill. — *1—17*; VII, 600—1300 (1300)
**Polygonum aviculare* L. s. l. — *1*; I, 500
P. ellipticum Willd. ex Spreng. — *1—17*; VIII, 600—1200 (1200)
P. humifusum Merk ex C. Koch. — *1, 2, 6—8*
P. kolymense A. Khokhr. — *7, 8, 10*
P. ochotense V. Petrov ex Kom. — *5*; IV, 800
P. riparium Georgi — *1—7*; IV, 700—1200 (900)
P. tripterocarpum A. Gray. — *1—17*; V, 500—1200 (600—800)
P. viviparum L. — *1—15*; II, 500—800
**Chenopodium album* L. — *1*; I, 500
**Ch. prostratum* Bunge. — *1*; I, 500
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult. — *1—17*; IV, 600—900 (700—800)
C. sarmentosa C. A. Mey. — *5, 6*; II, 500—800
C. soczaveana Jurtz. (*C. eschscholtzii* auct.) — *3, 16*
Montia lamprosperma Cham. — *1, 6*
Stellaria angarae M. Pop. — *1*; II, 600
S. ciliatosepala Trautv. — *1—17*
S. edwardsii R. Br. — *13*
S. eschscholtziana Fenzl. — *9, 10*
S. fischerana Ser. — *1—17*; VI, 500—700, 1000—1300
S. humifusa Rottb. — *7*
S. longifolia Muehl. ex Willd. — *1, 2, 8, 12, 17*; I, 500
S. monantha Hult. — *10*
S. palustris Retz. — *8*
S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir. — *13*
Cherleria sibirica Regel et Til. — *5, 7*; IX, 1180
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. — *3—6, 9—15*
C. fischeranum Ser. — *7*
C. jenisejense Hult. — *10*
C. maximum L. — *6*
C. regelii Ostenf. — *5*; IV, 800
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn. — *3—6, 9—12, 15, 17*
M. biflora (L.) Schinz et Thell. — *1—17*; I, 500
M. elegans (Cham. et Schlecht.) Schischk. — *5*; VIII, 1100
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. — *3, 5, 9, 10, 13—15*; VIII, 770—1200
M. obtusiloba (Rydb.) Hause — *11, 15*
M. rubella (Wahlenb.) Hiern — *5, 6, 9—15*; VIII, 1000—1300 (1100)
M. stricta (Sw.) Hiern — *6*
Arenaria capillaris Poir. — *1, 9, 10, 13, 15*
A. tschuktschorum Regel — *5, 7—17*; VII, 700—1200 (1100)
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl — *1—15, 17*; I, 500—600
Silene repens Patrin — *11*
S. stenophylla Ledeb. — *1—17*; VIII, 800—1200
Melandrium album (Mill.) Garke — *1, 7*
Castrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov — *5, 10, 13*; IV, 800

G. involucrata (Cham. et Schlecht.) A. et D. Löve — *10, 13*
G. taimyrensis (Tolm.) Czer. — *8—13, 17*
Lychnis villosula (Trautv.) Gorschk. — *5, 10, 14*; IX, 1100—1200
Dianthus repens Willd. — *1, 2, 6, 8—17*; I, 500
Caltha arctica R. Br. — *1—8, 13—17*; I, 500
C. sibirica (Regel) Makino — *1*; I, 500
C. violacea A. Khokhr. — *9—13*
Trollius membranostylis Hult. — *5, 10, 13, 15*; II, 600—700
Hegemone chartosepala (Schipcz.) A. Khokhr. — *10, 13*
Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp. — *4, 5, 7, 10, 11, 15*
D. maydellianum Trautv. — *5, 7, 10*; V, 600—1000 (600)
Aconitum ajanense Sternb. — *5, 10, 12, 16*; III, 500—1000 (600)
A. delphinifolium DC. s. l. (*A. productum* Reichenb.) — *1—17*; I, 500—600
Anemone crinita Juz. — *4*
A. richardsonii Hook. — *1—17*; III, 600—900
A. sibirica L. — *1—17*; VIII, 1000—1100
Pulsatilla ajanensis Regel et Til. — *5, 6*; VIII, 900—1100
P. davurica (Fisch. ex DC.) Spreng. — *1, 2, 6, 8, 11, 15, 17*; I, 500
P. multifida (G. Pritz.) Juz. — *1—17*; VIII, 1000—1200
Batrachium divaricatum (Schrank) Wimm. — *13*
Ranunculus affinis R. Br. — *10*
R. borealis DC. — *1, 5, 6, 17*; IV, 700
R. gmelinii DC. — *1—6, 8, 11—17*
R. grayi Britt. — *5—11*; IX, 900—1100
R. lapponicus L. — *1—17*; II, 750
R. monophyllus Ovcz. — *1, 2, 5—8, 10—12, 17*; I, 600—700
R. nivalis L. — *3—6, 10—15*; IV, 800
R. pygmaeus Wahlenb. — *3, 5, 9, 10, 13—15*; IV, 800
R. repens L. — *1—17*
R. reptans L. — *1, 13*
R. sulphureus Soland. — *5, 10, 11, 13*; I, 600
R. turneri Greene — *13*
Thalictrum alpinum L. — *9—15*
T. kemense (Fries) Koch — *6*
T. sparsiflorum Turcz. ex Fisch. et Mey. — *1, 2, 6, 8, 13, 17*; I, 500
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. — *4—6*
P. minutiflorum Tolm. — *5, 9, 11*; IX, 1300
P. ochotense Tolm. — *5, 7, 11, 13*; VIII, 1100
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky — *11, 13*
P. radicatum Rottb. — *8, 10*
Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino — *1—17*; IV, 600—1200 (800)
Corydalis arctica M. Pop. — *1—3, 5—7, 9—11*; IV, 600—900
C. gorodkovii Karav. — *4, 5, 10*; IX, 1100—1200
C. sibirica (L.) Pers. — *1*
Eutrema edwardsii R. Br. — *4, 11, 13*
**Brassica napus* L. subsp. *oleifera Metzger.* — *5*; I, 600
Barbarea orthoceras Ledeb. — *1, 2, 8*; I, 500

Rorippa palustris (L.) Bess. — *1, 6—8*
Sphaerotorrhiza trifida (Poir.) A. Khokhr. — *1, 5, 6, 10, 17*; I, 600
Cardamine bellidifolia L. — *1—17*; IX, 900—1300 (1300)
C. conferta Jurtz. — *5, 17*; I, 600
C. pedata Regel et Til. — *11, 13, 16*
C. pratensis L. s. l. — *1, 2, 8, 10—17*
Draba cinerea Adam — *1, 5, 6, 9—11, 17*; IX, 1300
D. fladnizensis Wulf. — *6, 7, 10, 11*
D. glacialis Adam — *13*
D. hirta L. — *1—17*; VII, 600—1200
D. juvenilis Kom. — *10, 11, 13*
D. kamtschatica (Ledeb.) N. Busch — *5, 13*; VIII, 1000—1100
D. lactea Adam — *9, 11, 13*
D. nemorosa L. — *1*; I, 500
D. nivalis Liljebl. — *3, 6, 10, 11*
D. parvisiliquosa Tolm. — *4, 6, 10, 11*
D. pauciflora R. Br. — *13*
D. pilosa DC. — *6, 10, 11, 13*
D. sibirica (Pall.) Thell. — *4, 6*
D. subamplexicaulis C. A. Mey. — *1*
**Descurainia sophioides* (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz — *1*; I, 500
Arabis kamtschatica (Fisch.) Ledeb. — *1—8, 12*; III, 500—1000 (600)
A. septentrionalis N. Busch — *8—11, 13*
A. turczaninowii Ledeb. — *6*
A. umbrosa Turcz. — *5*; VIII, 1100—1200
**Erysimum cheiranthoides* L. — *1, 7*; I, 500
E. hieracifolium L. — *1, 6*; I, 500
E. pallasii (Pursh.) Fern. — *1, 6, 8, 9, 13, 15*
Ermannia parryoides (Cham.) Botsch. — *1, 3—11, 15*; VIII, 900—1200 (1200)
Parrya nudicaulis (L.) Regel — *5, 10, 11, 13*; VII, 700—1200 (900)
Sedum cyaneum J. Rudolph — *5, 7, 9*; VII, 600—1300 (1200)
S. middendorfianum Maxim. — *6*
S. purpureum (L.) Schult. — *1, 6, 8, 15, 17*
Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv. et Mey. — *5*; IV, 900—1200
R. rosea L. — *11—15*
R. rosea subsp. *borealis* (Boriss.) A. Khokhr. et Kuvajev (*R. borealis* Boriss., 1939, Фл. СССР, 9 : 474) — *5*; III, 1100
Orostachys spinosa (L.) C. A. Mey. — *1, 6*; II, 500—600
Saxifraga aestivalis Eisch. et Mey. — *5*; II, 600—700
S. anadyrensis Losinsk. — *1, 10, 13, 15*; I, 500
S. calycina Sternb. — *11, 13*
S. cernua L. — *5, 6, 13*; IV, 800—850
S. cespitosa L. — *11*
S. cherlerioides D. Don — *5*
S. foliolosa R. Br. — *3, 10*
S. funstonii (Small) Fedde — *5*; VIII, 700—1100 (900)
S. grandipetala (Engl. et Irmisch.) Losinsk. — *11, 13*
S. hieracifolia Waldst. et Kit. — *9, 11, 15*
S. hirculus L. — *11, 13*
S. hyperborea R. Br. — *10, 13*

S. kolymensis A. Khokhr. — *1, 2, 7—10*; IV, 700—900
S. kruhsiana Fisch. ex Ser. — *5*; VIII, 1000—1300
S. ledebouriana Holub (*S. multiflora* Ledeb.) — *1, 6, 10, 17*
S. merkii Fisch. ex Sternb. — *3, 9, 10, 13, 16*
S. nelsoniana D. Don — *1—17*; VII, 700—900 (900)
S. nivalis L. — *5, 10, 13*; VIII, 800—1300
S. omolojensis A. Khokhr. — *10, 13*
S. oppositifolia L. s. l. — *5, 11*; IX, 1100
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky — *5, 11, 13, 16*; VI, 600—1000
S. punctata L. (*S. redowskiana* Sternb.) — *1—17*; VII, 500—1300 (1000)
S. redofskyi Adam — *10*
S. rivularis L. — *10*
S. serpyllifolia Pursh — *5, 11*; VIII, 1100—1200
S. spinulosa Adam — *5, 10, 13*; VIII, 700—1300 (1000)
S. stellerana Merk ex Ser. — *5, 11, 13, 15*; II, 700
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith — *5, 10, 13*; IV, 800
Chrysosplenium alternifolium L. — *5, 8, 10—17*; I, 600
C. saxatile A. Khokhr. — *5, 10, 11*; VIII, 1000
C. sibiricum (Ser. ex DC.) A. Khokhr. — *8, 10—17*
C. tetrandrum (Lund) Th. Fries — *1, 17*
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht. — *13*
P. palustris L. s. str. — *6*
P. tenuis (Wahlenb.) A. Khokhr. — *1—17*; I, 500—600
Ribes acidum Turcz. ex Pojark. — *1, 5*; I, 500—650
R. dikuscha Fisch. ex Turcz. — *2*
R. fragrans Pall. — *3, 6, 15*; IV, 600—1200
R. triste Pall. — *1—17*; II, 500—700 (500)
Spiraea salicifolia L. — *1*; I, 500
S. stevenii (Schneid.) Rydb. — *1—17*; III, 500—1200 (500)
Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rydb. — *5, 6*; II, 600—700
Sorbus sibirica Hedl. — *2*
Rubus arcticus L. — *1—17*; II, 500—800 (500)
R. chamaemorus L. — *1—17*; I, 600—800
R. sachalinensis Lévl. — *1, 2, 17*; II, 500—600
Comarum palustre L. — *1—10, 12, 14—17*
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz. — *1—6, 8—15*
P. crebridens Juz. — *6, 7, 10—17*
P. elegans Cham. et Schlecht. — *3, 7, 10—15*
P. fragiformis Willd. ex Schlecht. — *1, 6*
P. fruticosa L. — *1—17*; III, 500—1100 (500)
P. gelida C. A. Mey. — *10, 13*
P. × *gorodkovii* Jurtz. — *14*
P. hyparctica Malte — *10, 14*
P. nivea L. — *1—15*; VIII, 1000—1200 (1100)
**P. norvegica* L. — *1*; I, 500
P. stipularis L. — *1, 9—15*; I, 500
P. uniflora Ledeb. — *5, 10, 13*; VIII, 1000—1100
P. vahliana Lehm. — *11, 13, 15*
Sieversia pusilla (Gaertn.) Hult. — *1, 3—14, 16*; VII, 700—1300 (1200)
Acomastylis glacialis (Adam) A. Khokhr. — *4, 5, 10, 11, 13, 15*; VIII, 900—1100
A. rossii (R. Br.) Greene — *5, 11, 13*; IV, 800

Dryas grandis Juz. — *11, 15*
D. octopetala L. subsp. *subincisa* Jurtz. — *5*; VIII, 900—1200
D. punctata Juz. — *1—15*; VII, 600—1300 (1200)
Sanguisorba officinalis L. — *1, 2, 5, 7, 10, 15*; I, 500
S. polygama Nyl. — *1*; I, 500
Rosa acicularis Lindl. — *1—17*; II, 500—700 (500)
Astragalus alpinus L. s. str. — *1—17*; I, 500—700
A. frigidus (L.) A. Gray — *1, 6—17*; I, 500
A. frigidus subsp. *parviflorus* (Turcz.) Hult. — *1*; I, 500
A. kolymensis Jurtz. — *4, 5, 8—11*
A. schelichovii Turcz. — *1, 2, 6, 8, 11, 13*; I, 500
A. subpolaris Boriss. et Schischk. — *1*; I, 500
A. tugarinovii Basil. — *4—6, 8—13*
A. umbellatus Bunge — *10, 11*
Oxytropis czukotica Jurtz. — *1—17*; VIII, 1000—1100
O. evenorum Jurtz. et A. Khokhr. — *6, 8—10, 13*
O. exserta Jurtz. — *1, 5, 6, 9, 13, 15, 16*; I, 500—600
O. maydelliana Trautv. — *6, 10—14*
O. mertensiana Turcz. — *11, 13*
O. middendorffii Trautv. s. l. — *11*
O. scheludjakovae Karav. et Jurtz. — *6*
O. vassilczenkoi Jurtz. — *9, 10, 13, 15*
Hedysarum dasycarpum Turcz. — *11, 16*
H. hedysaroides (L.) L. — *1—6, 8—17*; III, 500—1200 (500)
Vicia macrantha Turcz. ex Jurtz. — *6*
Lathyrus pilosus Cham. — *4—17*
Garanium erianthum DC. — *1, 5, 6, 12*; II, 500—800 (600)
Callitriche verna L. — *1*; I, 500
Viola biflora L. — *5*; IV, 700—1000
V. epipsiloides A. et D. Löve — *1—17*; III, 500—900
V. mauritii Tepl. — *6, 16*
Epilobium anagallidifolium Lam. — *16*
E. davuricum Fisch. ex Hornem. — *1—17*; I, 500
E. palustre L. — *1—17*; I, 500
Chamerion angustifolium (L.) Holub — *1—17*; II, 500—1100 (500)
Ch. latifolium (L.) Holub — *1—17*; VI, 500—700, 900—1300
Hippuris vulgaris L. — *1, 2, 6—10, 12—17*
Anthriscus aemula (Woron.) Schischk. — *2, 6*
Bupleurum americanum Coult. et Rose — *9*
B. triradiatum Adam ex Hoffm. — *1—10*
Aegopodium alpestre Ledeb. — *17*
Cicuta virosa L. — *17*
Pachypleurum alpinum Ledeb. — *5, 11, 13, 15*; VIII, 1000
Tilingia ajanensis Regel et Til. — *6, 11, 13, 16*
Conioselinum cnidiifolium (Turcz.) Porsild — *6*
Magadania victoris (Schischk.) M. Pimen. et Lavrova — *3, 5, 6, 9, 10, 13, 16*; III, 600—900 (600)
Angelica saxatilis Turcz. ex Ledeb. — *1*
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb. — *4—10*; IX, 1200
Pyrola grandiflora (DC.) Radius — *13*
P. incarnata (DC.) Freyn — *1—12*; II, 500—700 (500)

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. — *1—17*; III, 600—1000 (700)
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. — *1—17*; V, 500—1300 (800—900)
L. palustre L. — *1, 2, 5—9, 12—15*; III, 500—1000 (700)
Rhododendron aureum Georgi — *1—17*; III, 500—1000 (700)
R. camtschaticum Pall. — *5, 6, 13, 16*; IV, 900
R. lapponicum (L.) Wahlenb. — *6, 9—11, 15*
R. parvifolium (L.) Adam — *9, 10*
R. redowskianum Maxim. — *5*; VIII, 900
Loiseleuria procumbens (L.) Desv. — *3, 5, 9, 10, 15*; VIII, 900—1000
Phyllodoce coerulea (L.) Bab. — *5, 9—11, 15, 16*; IV, 700—1200
Cassiope ericoides (Pall.) D. Don — *1—17*; VII, 600—1300 (900—1000)
C. tetragona (L.) D. Don — *1—17*; VIII, 800—1200 (900)
Andromeda polifolia L. — *1—17*; IV, 700—800
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench — *1—17*; II, 600
Arctous alpina (L.) Niedenzu — *1—17*; VII, 500—1200 (1100)
A. erythrocarpa Small — *1, 4, 8—17*
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr. — *1—17*; II, 500—800 (600)
Vaccinium uliginosum L. — *1—17*; V, 500—1200 (500)
V. vitis-idaea L. — *1—17*; V, 500—1300 (600—700)
Empetrum nigrum L. s. l. — *1—17*; III, 500—900 (700)
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai — *1—17*; IV, 700—1200 (800)
Primula cuneifolia Ledeb. — *6, 16*
P. farinosa L. — *1, 6, 17*
Douglasia ochotensis (Willd.) Hult. — *1, 3, 11*; VIII, 1000
D. ochotensis subsp. *gormanii* (Constance) A. et D. Löve — *4, 7, 10, 13*
Androsace capitata Willd. ex Roem. et Schult. — *6, 11*
A. lactiflora Pall. — *1, 11, 13*
Trientalis europaea L. — *6*
Armeria maritima (Mill.) Willd. — *15*
Gentiana algida Pall. — *4, 5, 10, 13*; VIII, 900
G. glauca Pall. — *1—17*; VI, 500—800, 1000—1200
Gentianella auriculata (Pall.) Gillet. — *1, 5, 6*; I, 500
G. barbata (Froel.) Berncht. et J. Presl — *11, 15*
G. tenella (Rottb.) Boern. — *9—11, 13, 17*
Menyanthes trifoliata L. — *1—17*
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. — *1—17*; I, 500—600
P. boreale Adam — *5, 6, 10, 11, 17*
**Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort. — *1*; I, 500
Eritrichium aretioides (Cham.) DC. — *11*
E. sericeum (Lehm.) A. DC. — *6*
E. villosum (Ledeb.) Bunge — *5, 9—15*; VIII, 1000
Myosotis asiatica (Vestergr.) B. Schischk. et Serg.[1] — *5*; IV, 700
M. suaveolens Waldst. et Kit. — *5, 6, 8—12*; II, 600—700
Mertensia kamczatica (Turcz.) DC. — *4—6, 8—16*; V, 500—1300
Dracocephalum palmatum Steph. — *1—17*; VII, 500—1200 (1000—1100)
Thymus flexilis Klok. — *17*

---

[4] Разграничение этого и следующего видов принято В. Б. Куваевым в соответствии с обработкой М. Г. Попова (1953).

T. indigirkensis Karav. — *6*
T. oxyodontus Klok. — *5*; IV, 700—900
T. reverdattoanus Serg. — *5*
Lagotis minor (Willd.) Standl. — *3, 5, 9—16*; IV, 800—900
Castilleja pallida (L.) Spreng. s. l. — *1*
C. rubra (Drob.) Rebr. — *1, 2, 7, 8, 17*; I, 500
Pedicularis alopecuroides Stev. ex Spreng. — *3—6, 9—15*; VIII, 900—1000
P. amoena Adams ex Stev. — *1—16*; VIII, 1000—1200
P. capitata Adams — *5, 9—15*; VIII, 900—1200
P. interioroides (Hult.) A. Khokhr. — *5*; IV, 800
P. labradorica Wirsing — *1—17*; III, 500—1000
P. langsdorffii Fisch. ex Stev. — *13*
P. lapponica L. — *1—17*; IV, 700—800
P. oederi Vahl — *5, 6, 11, 13, 16*; IV, 700—900
P. pallasii Vved. — *13*
P. sceptrum-carolinum L. — *13, 17*
P. sudetica Willd. s. l. — *1—7, 11—17*
P. sudetica subsp. *jacutica* Kozhevn. — *5*; III, 500—900 (700)
P. tristis L. — *8, 9*
P. verticillata L. — *6, 15*
P. villosa Ledeb. ex Spreng. — *3, 15*
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. — *1, 5, 6, 13, 17*; IV, 700—900 (800)
Pinguicula glandulosa Trautv. et Mey. — *5*; IV, 700—900 (700)
P. spathulata Ledeb. subsp. *variegata* (Turcz.) A. Khokhr. et Kuvajev (*P. variegata* Turcz. 1840, Bull. Nat. Mosc. 13 : 77) — *1—17*; IV, 700—800
P. villosa L. — *1—12*; II, 600
Galium boreale L. s. l. — *1—17*; III, 500—1200 (500)
G. verum L. s. l. — *8*
Linnaea borealis L. — *1—17*; III, 500—1200 (600)
Lonicera caerulea L. subsp. *kamtschatica* (Sevast.) Gladkova — *1—7, 12*; II, 500—700 (500)
Adoxa moschatellina L. — *1, 2, 6, 17*; I, 500
Valeriana capitata Pall. ex Link — *1—17*; VI, 500—600, 800—1100
Campanula langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et Mey. — *1—17*; IV, 500—1200 (900)
C. lasiocarpa Cham. — *11*
Astrocodon kruhseanus (Fisch. ex Regel et Til.) Fed. — *5, 6*
Aster alpinus L. s. l. — *10—15*
A. sibiricus L. s. l. — *8, 12—17*; I, 500
Erigeron acris L. — *1*; I, 500—600
E. elongatus Ledeb. (=*E. politus* Fries) — *1, 17*; I, 500—600
E. eriocalyx (Ledeb.) Vierh. — *5*; IV, 700—800
E. humilis J. Grah. — *10, 13*
E. komarovii Botsch. — *5, 10, 11, 13, 16*; VII, 600—1300
E. tilingii Worosch. — *1, 3, 5, 16*; I, 500—600
Antennaria dioica (L.) Gaertn. — *1, 2, 4—10, 12, 14, 16*; II, 500—700
A. dioiciformis Kom. — *1, 5, 13*
A. friesiana (Trautv.) Ekman — *9—13*
A. monocephala DC. s. l. — *5, 10, 11*; IX, 1200—1300
Gnaphalium uliginosum L. — *17*

**Matricaria discoidea* DC.	— *1*; I, 500
Ptarmica alpina (L.) DC.	— *1, 2, 15*; I, 500
Chrysanthemum mongolicum (Ling) Tzvel.	— *11, 15*
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	— *1—17*; I, 500—700 (500)
Artemisia arctica Less. s. l.	— *1—17*; VI, 500—1200 (600)
A. borealis Pall.	— *1—17*; I, 500—650
A. furcata Bieb.	— *1, 3—6, 9—15*
A. glomerata Ledeb.	— *5, 9, 11*; VIII, 900—1300
A. kruhsiana Bess. s. l.	— *5, 6, 8, 9, 15*; VIII, 700—1200
A. lagopus Fisch. ex Bess.	— *5, 8, 9, 10, 15*; IX, 1100—1200
A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke s. l.	— *1, 2, 5, 7, 8, 15, 17*; I, 500—700
A. opulenta Pamp.	— *1*; I, 500
A. tilesii Ledeb.	— *5, 13*; I, 600—700
Nardosmia frigida (L.) Hook.	— *4, 11—15*
N. glacialis Ledeb.	— *4, 5, 9—11, 13, 15*; VIII, 800—1100
N. gmelinii Turcz. ex DC.	— *8—15*
N. nivalis (Greene) Jurtz.	— *10*
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	— *10—15*
A. iljinii (Maguire) Iljin	— *6, 8, 10, 11, 15*
A. intermedia Turcz.	— *5, 13, 15*; IV, 700—1100
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	— *5, 9—15*
S. frigidus (Richards.) Less.	— *13*
S. integrifolius (L.) Clairv. s. l.	— *10*
S. jacuticus Schischk.	— *3*
S. kjellmanii A. Pors.	— *11*
S. resedifolius Less.	— *6, 11*
S. subfrigidus Kom.	— *3, 5, 9, 12, 13*; II, 700
S. tundricola Tolm.	— *5, 7, 10, 13, 15*; VI, 600—900, 1100—1300
Saussurea alpina (L.) DC.	— *8, 9*
S. oxyodonta Hult.	— *1, 2, 5, 8, 13, 15, 16*; II, 600—800
S. pseudoangustifolia Lipsch.	— *7, 10, 13*
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb.	— *5—7, 10, 13, 15*; VIII, 900—1100
Taraxacum alascanum Rydb.	— *10, 13*
T. ceratophorum (Ledeb.) DC. s. l.	— *1, 6, 10*; I, 500
T. chamissonis Greene	— *5*; VIII, 800—1000
T. gorodkovii Charkev. et Tzvel.	— *5, 6*
T. kamtschaticum Dahlst.	— *5*; IV, 800
T. lateritium Dahlst.	— *10*
T. varioviolaceum A. Khokhr.	— *10*
Lactuca dibirica (L.) Maxim.	— *1, 2, 5, 7, 8, 12, 14, 15, 17*; I, 500
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	— *9, 10*
C. nana Richards.	— *5*; IX, 1100

В заключение авторы выражают признательность М. Л. Шелгуновой за помощь при оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Вып. 1—10. М.; Л., 1960—1987. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений Советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Куваев В. Б.* Особенности высотного распределения флоры в районах с приморским и континентальным климатом Магаданской области (Колымский хребет) // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука, 1986. С. 61—65. — *Куваев В. Б.* Высотное распределение сосудистых растений лесного пояса на хребте Колымский // Биол. науки. 1990. № 10 (322). С. 113—123. — *Павлов В. Н., Хохряков А. П.* К флоре северо-восточной Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 5. С. 94—103. — *Попов М. Г.* Незабудка — *Myosotis* L. // Флора СССР. М.; Л., 1953. Т. 19. С. 352—385. — *Хохряков А. П.* К флоре бассейна среднего течения реки Омолон // Флора и растительность Чукотки. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 53—75. — *Хохряков А. П.* К флоре среднего течения Колымы // Биология и экология растений бассейна Колымы. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981а. С. 85—98. — *Хохряков А. П.* К флоре полуострова Тайгонос и северного побережья Гижигинской губы // Биология растений и флора севера Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981б. С. 3—11. — *Хохряков А. П.* Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 398 с. — *Хохряков А. П.* Анализ флоры Колымского нагорья. М.: Наука, 1989. 153 с. — *Хохряков А. П., Юрцев Б. А.* Флора Ольского базальтового плато // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 11. С. 59—70. — *Юрцев Б. А., Хохряков А. П.* Анализ флоры Ольского базальтового плато // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 120—133. — *Hultèn E.* Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford, California: Univ. Press, 1968. 1008 p. — *Welsh S. L.* Anderson's flora of Alaska and adjacent parts of Canada. Provo, Utah: Brigham Young Univ. Press, 1974. 724 p.

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР
Ботанический сад МГУ
Москва

Получено 4 III 1991

УДК 581.9(22)(265.53)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 3

М. О. Маленина, А. Н. Беркутенко

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОСТРОВА ЗАВЬЯЛОВА (ОХОТСКОЕ МОРЕ)

M. O. MALENINA, A. N. BERKUTENKO. FLORA AND VEGETATION OF THE ZAVJALOV ISLAND (THE SEA OF OKHOTSK)

Приведены очерк растительности и список флоры (283 вида) о-ва Завьялова — охраняемой территории, которой будет придан статус национального парка.

Продолжая начатые в Институте биологических проблем Севера (ИБПС) ДВО АН СССР исследования островных экосистем (Голубова, Беркутенко, 1989; Голубова, 1990), в 1990 г. сотрудники института провели обследование о-ва Завьялова, где планируется организация национального парка. Единственной работой, специально посвященной флоре о-ва Завьялова, является публикация И. К. Шишкина (1936), содержащая список из 137 видов сосудистых растений.[1]

В 1961 г. на острове производила сборы ботаник М. А. Локинская, дублеты ее сборов хранятся в гербарии ИБПС. В августе—сентябре 1976 г. остров посещали А. П. Хохряков, М. Т. Мазуренко и С. В. Ершова. Собранный ими гербарий, хранящийся в ИБПС, составил 184 вида, из которых 47 видов ранее (Шишкин, 1936) не указывались. Отдельные сведения о встречаемости некоторых видов, особенно редких, вошли в монографию А. П. Хохрякова (1985). Разрозненность флористических сведений, полное отсутствие информации о растительности вызвали необходимость дополнительного обследования острова летом 1990—1991 гг. Новые и имевшиеся ранее сведения обобщены в данной публикации.

---

[1] Этот список был составлен И. К. Шишкиным по сборам участника гидрографической экспедиции Г. Д. Дулькейта и опубликован после смерти И. К. Шишкина Н. Е. Кабановым.

О-в Завьялова (ранее носивший название Ольский) лежит в Тауйской губе Охотского моря, в 60 км к югу от входа в бухту Нагаева, и отделен от п-ова Кони проливом шириной около 25 км. Его координаты: 150°28′ в. д., 59°0′ с. ш. — мыс Южный, 150°43′ в. д., 59°08′ с. ш. — мыс Северный. Остров ориентирован в северо-восточном направлении и имеет длину 21 км при ширине от 4.5 до 7.5 км. Площадь его составляет около 125 км^2. В настоящее время постоянное население отсутствует, хотя в течение года остров часто посещается рыбаками, охотниками и отдыхающими. Главным средством сообщения с островом является морской транспорт. До 1988 г. на острове существовали метеостанция и рыбзавод, функционировавший в период лова сельди. В 30-х годах здесь располагался песцовый питомник.

О-в Завьялова представляет собой горный массив, в северной части которого находится наивысшая точка — гора Завьялова (1130 м над ур. м.). К юго-западу высота острова понижается до 300 м над ур. м., а в средней части образуется небольшая впадина, днище которой занимает слабовсхолмленная равнина, дренируемая р. Рассвет и ее притоками. Остров имеет слабоизрезанную береговую линию и крутые обрывистые берега с узкими полосками галечных пляжей у основания. Характерными особенностями рельефа северной оконечности острова являются глубокая расчлененность и резкие очертания. Водоразделы здесь пилообразные с пикообразными вершинами. Крутые склоны их обычно покрыты осыпями, образующими у подножий делювиальные террасы. Долины водотоков V-образные. Юго-западную и северо-восточную окраины острова занимает среднегорье с пологими склонами и сглаженными водоразделами. Средняя часть острова имеет низкогорный плоскосклонный рельеф с широкими водоразделами. Наиболее крутыми участками являются борта долин водотоков, поперечные профили которых имеют трапециевидную форму. По своему геоморфологическому строению о-в Завьялова является остатком периферийной части обширной впадины, существовавшей до отделения его от материка. Гидросеть на острове развита слабо. Наиболее крупный водоток — р. Рассвет, впадающая в одноименную бухту и имеющая протяженность порядка 10 км. Длина прочих водотоков не превышает 3—5 км. Имеются ручьи, падающие в море со скальных уступов и образующие живописные водопады.

Климат острова приморский субарктический с характерными для него дождливым туманным летом и сравнительно мягкой малоснежной зимой. Самые теплые месяцы лета — июль—август, среднемесячная температура +(10—11) °С. Температурный минимум приходится на январь, минимальная зафиксированная температура его —22 °С. Годовое количество осадков достигает 674 мм с максимальным месячным значением этого показателя в октябре. Для данной территории характерны сильные ветры преимущественно северных румбов, сопровождающиеся морскими штормами.

Растительность о-ва Завьялова дифференцирована в зависимости от рельефа. На южной половине острова простирается всхолмленная равнина, рассеченная долиной р. Рассвет. Только в нижнем течении реки можно встретить участки сухой тундры со слабооформленными осоковыми кочками и куртинками *Hierochloë alpina*, 50% покрытия составляют накипные и в меньшей степени кустистые лишайники, остальная территория занята мелкокустарниковыми и кустарничковыми сообществами с преобладанием *Salix saxatilis, Betula exilis, Loiseleuria procumbens* и *Ledum decumbens*. Основные представители разнотравья — *Astrocodon expansus, Polygonum ellipticum, P. tripterocarpum* и др. Выше по течению реки тундра уступает место разнообразному и обильному разнотравью, представленному зарослями *Geranium erianthum, Astragalus frigidus, Hedysarum hedysaroides* s. l., *Anemonastrum sibiricum, Pedicularis verticillata, P. sudetica, Bupleurum triradiatum, Iris setosa*. Большую часть равнины занимают сообщества ягодных кустарничков с *Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Empetrum sibiricum*, а также с участием *Oxytropis bracteolata, Solidago spiraeifolia, Scorzonera radiata,* *Astrocodon expansus, Saussurea nuda, Tofieldia coccinea, Artemisia arctica, Allium strictum.* В верховьях реки местность заболочена, покрыта сфагновыми кочками с *Rubus arcticus, Ledum palustre, Pinguicula variegata* и др. Подобные заболоченные участки встречаются в истоках всех водотоков центральной части острова. Низины между притоками р. Рассвет заняты увлажненными разнотравными луговинами с *Veratrum oxysepalum, Fritillaria kamschatcensis, Pentaphylloides fruticosa, Geranium erianthum, Pedicularis verticillata, Iris setosa.* Пятна *Duschekia fruticosa*, редкие в полосе луговин, у ручьев сливаются в сплошные заросли. Описанная схема расположения растительных сообществ характерна для рек южной половины острова. Долины ручьев к северо-востоку бухты Рассвет выглядят иначе. На протяжении не более 1 км от устья долины покрыты ольховниковыми зарослями с мощной лиственной подстилкой, на которой произрастают *Dryopteris austriaca, Maianthemum bifolium, Veratrum oxysepalum, Lycopodium annotinum, Huperzia selago.* На склонах южной экспозиции встречаются каменноберезняки 4—6 м выс. с редким подлеском из *Pinus pumila, Sorbus sambucifolia, Duschekia fruticosa.* Фоновыми растениями здесь являются *Spiraea betulifolia, Maianthemum bifolium, Linnaea borealis, Trientalis europaea.* На поверхности почвы имеется мощная подстилка. Выше по течению ручьи зачастую скрываются в покрытых лишайниками каменистых россыпях, на смену ольховнику приходят сообщества *Pinus pumila* с *Dryopteris fragrans, Sieversia pusilla, Rhododendron camtschaticum, Phyllodoce caerulea.*

Для растительности всего острова характерно проявление высотной поясности, особенно хорошо выраженной в северо-восточной части, где максимальные абсолютные отметки превышают 1000 м над ур. м. По каменистым склонам сопок не выше 200 м над ур. м. стелется низкорослый кедровый стланик, мозаично чередующийся с пятнами *Empetrum sibiricum* и зарослями *Ledum palustre.* На привершинных плато кедровостланики уступают место *Dushekia fruticosa*, а в травяно-кустарничковом ярусе появляются *Vaccinium uliginosum, Rhododendron camtschaticum, Hierochloë alpina.* Сглаженные вершины заняты кустарниково-кустарничково-лишайниковыми сообществами с *Betula middendorffii, Pinus pumila, Arctous alpina, Vaccinium uliginosum.* Далее вверх до отметок 700 м над ур. м. кустарничково-лишайниковые и кустарничково-моховые сообщества чередуются с лишенными растительности каменистыми участками. Еще выше сплошной растительный покров отсутствует. На курумниках изредка встречаются пятна *Pinus pumila* с *Rhododendron aureum, R. camtschaticum, Phyllodoce caerulea, Sieversia pusilla.* Неизменным обитателем каменистых осыпей является *Saxifraga punctata.* Эти же виды найдены и на самой высокой вершине острова — горе Завьялова, где, кроме них, имеется лишь *Claytonia soczavae.* По узкому гребню вдоль восточного побережья тянется гарь, зарастающая *Vaccinium vitis-idaea, Ledum palustre* и *Hierochloë alpina.* Пирогенному воздействию подвергалась и юго-восточная часть острова. Западный берег со стороны равнины занят сухой каменистой тундрой с *Vaccinium vitis-idaea, Empetrum sibiricum, Dryas ajanensis.*

Растительность береговой полосы о-ва Завьялова характерна для многих островов и материкового побережья Охотского моря. Галечные пляжи выше заливаемой полосы, а также участки под каменистыми склонами заняты крупнотравьем из *Ligusticum hultenii, Senecio pseudoarnica, Leymus villosissimus, Angelica gmelinii.* Среди галечника спорадически произрастают приморские виды *Mertensia maritima, Lathyrus maritimus, Honckenia peploides.* В бухте Рассвет, а также в устье ручья Горбатый и на косе у мыса Южный вышеописанные приморские разнотравные сообщества переходят в злаково-разнотравный луг, где фоновым видом является *Calamagrostis langsdorffii.* Кроме него, из злаков здесь обычны *Trisetum alascanum, T. sibiricum, Poa eminens*, а также *Carex cinerea*, среди разнотравья — *Dendranthema arctica, Geranium erianthum, Fritillaria camschatcensis, Iris setosa, Aruncus kamtschaticus, Cacalia hastata.* Западные и восточные береговые склоны покрыты сообществами из *Pinus pumila, Empetrum sibiricum, Ledum palustre*, выделяющимися на общем серовато-зеленом фоне характерными рыжеватыми пятнами. На юго-западных склонах имеются мощные заросли *Sorbus sambucifolia* и *Duschekia fruticosa*. Приморские скалы покрыты *Potentilla fragiformis, Rhodiola atropurpurea, Sedum cyaneum, Stellaria ruscifolia.*

Далее помещен список, включающий в себя 283 вида сосудистых растений. [2] Семейства и роды расположены по системе Энглера, виды внутри родов — по алфавиту. Сборы 1990—1991 гг. определены авторами статьи, определения ив выверены А. К. Скворцовым. Названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1981). Цифрами в скобках помечены ранее проводившиеся сборы [(*1*) — Г. Д. Дулькейтом, (*2*) — А. П. Хохряковым, М. Т. Мазуренко, С. В. Ершовой]; одной звездочкой — виды, являющиеся редкими для Магаданской обл. (Беркутенко, 1987); двумя звездочками — виды, для которых о-в Завьялова является единственным известным в настоящее время местом их произрастания в Магаданской обл.

Huperzia appressa (Tolm.) Sipl. (*2*)
H. selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (*2*)
Lycopodium annotinum L. (*1, 2*)
L. dubium Zoega (*2*)
L. lagopus (Laest.) Zinserl. ex Kuzen. (*2*)
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub
Equisetum arvense L. (*1*)
E. sylvaticum L. (*1, 2*)
Woodsia ilvensis (L.) R. Br. (*1, 2*)
Dryopteris austriaca (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell. (*1, 2*)
D. carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs (*1*)
D. fragrans (L.) Schott (*1*)
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm. (*1, 2*)
Phegopteris connectilis (Michx.) Watt (*1, 2*)
**Polypodium virginianum* L.
**Botrychium lanceolatum* (S. G. Gmel.) Ångstr. (*2*)
Pinus pumila (Pall.) Regel (*1*)
Juniperus sibirica Burgsd. (*1*)
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. (*1, 2*)
Agrostis kudoi Honda (*2*)
A. scabra Willd. (*2*)
A. trinii Turcz. (*2*)
Alopecurus alpinus Smith (*2*)
Calamagrostis angustifolia Kom. (*2*)
C. arctica Vasey (*2*)
C. langsdorffii (Link) Trin. (*1, 2*)
Trisetum alascanum Nash (*2*)
T. sibiricum Rupr. (*2*)
***Glyceria alnasteretum* Kom. (*2*)
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur (*2*)
Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub (*1, 2*)
Poa almasovii Golub (*2*)
P. alpigena (Blytt) Lindm. (*2*)
P. annua L. (*2*)
P. arctica R. Br. (*2*)
P. eminens C. Presl (*2*)

---

[2] Сборы хранятся в гербарии ИБПС ДВО АН СССР.

P. lanata Scribn. et Merr. (*2*)
P. macrocalyx Trautv. et Mey. (*2*)
Puccinelia vaginata (Lange) Fern. et Weath. (*2*)
Festuca rubra L. (*2*)
Leymus interior (Hult.) Tzvel.
L. villosissimus (Scribn.) Tzvel. (*1, 2*)
Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. (*1*)
E. gracile Koch (*2*)
E. medium Anderss. (*2*)
E. russeolum Fries
E. vaginatum L.
Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr. (*1, 2*)
Carex brunnescens (Pers.) Poir. (*2*)
C. cinerea Poll. (*2*)
C. concolor R. Br. (*2*)
C. cryptocarpa C. A. Mey. (*2*)
C. falcata Turcz. (*2*)
C. glareosa Wahlenb.
C. globularis L.
C. gmelinii Hook. et Arn. (*2*)
C. kabanovii V. Krecz. (*2*)
C. ktausipali Meinsh. (*2*)
C. lugens H. T. Holm (*2*)
C. micropoda C. A. Mey. (*2*)
C. nesophila H. T. Holm (*1*)
C. pallida C. A. Mey. (*2*)
C. paupercula Michx. (*2*)
C. podocarpa R. Br. (*2*)
C. rotundata Wahlenb. (*2*)
C. subspathacea Wormsk. ex Hornem. (*2*)
C. tripartita All. (*2*)
C. williamsii Britt. (*2*)
Scirpus maximowiczii Clarke (*2*)
Juncus arcticus Willd. (*2*)
J. biglumis (L.) (*2*)
J. castaneus Smith (*2*)
J. filiformis L. (*1*)
J. haenkei E. Mey. (*1*)
Luzula beringensis Tolm. (*2*)
L. melanocarpa (Michx.) Desv. (*2*)
L. rufescens Fish. ex E. Mey.
L. sibirica V. Krecz. (*2*)
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil. (*2*)
L. wahlenbergii Rupr. (*1, 2*)
Tőfieldia coccinea Richards. (*2*)
Veratrum oxysepalum Turcz. (*1, 2*)
Allium schoenoprasum L. (*1*)
A. strictum Schrad.
Fritillaria camschatcensis (L.) Ker-Gawl. (*1, 2*)
Lloydia serotina (L.) Reichend. (*1*)
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt (*1, 2*)
**M. dilatatum* (Wood) Nels. et Macbr. (*2*)
**Streptopus amplexifolius* (L.) DC. subsp. *papillatus* (Ohwi) A. et D. Löve (*2*)
Iris setosa Pall. ex Link (*2*)

***Listera cordata* (L.) R. Br. (2)
**Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (2)
Salix alaxensis Cov. (1, 2)
S. arctica Pall. (2)
S. chamissonis Anderss. (2)
S. fuscescens Anderss.
S. hastata L.
**S. magadanensis* Nedoluzhko (2)
S. pulchra Cham.
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. (1, 2)
S. sphenophylla A. Skvorts. (2)
S. udensis Trautv. et Mey. (1)
Betula exilis Sukacz.
B. divaricata Ledeb. (1)
B. lanata (Regel) V. Vassil. (1, 2)
Dushekia fruticosa (Rupr.) Pousar (1, 2)
Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem. (1)
Empetrum sibiricum V. Vassil. (1)
Oxyria digyna (L.) Hill (1, 2)
Rumex gmelinii Turcz. ex Ledeb. (1)
Polygonum ajanense (Regel et Til.) Grig. (2)
P. aviculare L. (2)
P. bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky (1, 2)
P. riparium Georgi
P. subauriculatum V. Petrov ex Kom. (2)
P. tripterocarpum A. Gray (2)
P. viviparum L. (1, 2)
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult. (1)
C. sarmentosa C. A. Mey. (2)
C. tuberosa Pall. ex Schult. (2)
C. soczavae Jurtz. (1, 2)
Chenopodium album L. (2)
Stellaria calycantha (Ledeb.) Bong. (2)
S. fenzlii Regel (1, 2)
S. fischerana Ser.
S. media (L.) Vill. (2)
S. ruscifolia Pall. ex Schlecht. (1)
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn. (2)
Fimbripetalum radians (L.) Ikonn. (2)
Honckenya peploides (L.) Ehrh. (1)
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl (1)
Silene repens Patrin
Lychnis ajanensis (Regel et Til.) Regel (2)
Dianthus repens Willd. (2)
Coptis trifolia (L.) Salisb. (2)
Aconitum ajanense Steinb.
A. delphinifolium DC. s. l. (2)
A. ochotense Reichenb (2)
Jurtsevia richardsonii (Hook.) A. et D. Löve
Anemonastrum sibiricum (L.) Holub (1, 2)
Atragene ochotensis Pall. (1, 2)
Ranunculus hyperboreus Rottb.
R. pygmaeus Wahlenb. (2)
R. reptans L. (1)
Thalictrum kemense (Fries) Koch

T. sparsiflorum Turcz. ex Fisch. et Mey. (*1*)
Cardamine bellidifolia L. (2)
C. regeliana Miq. (2)
C. umbellata Greene
Cardaminopsis gemmifera (Matsum.) Berkutenko (2)
C. petraea (L.) Hiit. (2)
Draba lonchocarpa Rydb. subsp. *kamtschatica* (Ledeb.) Calder et Taylor
D. nivalis Liljebl.
D. turczaninovii Pohle et N. Busch (*1*)
D. ussuriensis Pohle subsp. *villosula* (Tolm.) Berkutenko (2)
Ermania parryoides (Cham.) Botsch. (*1*)
Cochlearia arctica Schlecht. ex DC. subsp. *oblongifolia* (DC.) Petrovsky (*1*, 2)
Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv. et Mey. (*1*)
R. rosea L. (2)
R. stephanii (Cham.) Trautv. et Mey. (2)
Sedum cyaneum J. Rudolph (*1*, 2)
S. kamtschaticum Fisch. (*1*)
Saxifraga bronchialis L. (*1*)
S. davurica Willd. (*1*)
S. derbekii Sipl. (2)
S. funstonii (Small) Fedde
S. insularis (Hult.) Sipl.
S. merkii Fisch. ex Sternb. (2)
S nelsoniana D. Don (2)
S. nudicaulis D. Don (2)
S. punctata L. (*1*, 2)
Chrysosplenium rimosum Kom. (2)
Parnassia palustris L. (*1*, 2)
Ribes triste Pall. (2)
Spiraea betulifolia Pall. (*1*, 2)
Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rydb. (*1*, 2)
Sorbus sambucifolia (Cham. et Schlecht.) M. Roem. (*1*, 2)
Rubus arcticus L. (*1*)
R chamaemorus L. (*1*)
R sachalinensis Lévl.
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz (*1*, 2)
Comarum palustre L. (*1*, 2)
Potentilla egedii Wormsk. (*1*)
P. fragiformis Willd. ex Schlecht. (*1*, 2)
P. rupifraga A. Khokhr. (2)
Sieversia pentapetala (L.) Greene (*1*)
S. pusilla (Gaertn.) Hult. (2)
Dryas ajanensis Juz. subsp. *ochotensis* Jurtz. (*1*)
Rosa acicularis Lindl.
Astragalus alpinus L. (*1*, 2)
A. frigidus (L.) A. Gray
Oxytropis bracteolata Vass. (2)
O. campestris (L.) DC. s. l. (*1*)
O. evenorum Jurtz. et A. Khokhr. (2)
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. s. l. (*1*, 2)
Lathyrus maritimus Bigel. (*1*)
Geranium erianthum DC. (*1*, 2)
Viola biflora L.(*1*)
V. epipsiloides A. et D. Löve (*1*, 2)

Epilobium bifarium Kom. (*2*)
E. cephalostigma Hausskn. (*1*)
**E. glandulosum* Lehm. (*2*)
E. hornemannii Reichenb. (*2*)
Chamerion angustifolium (L.) Holub (*1*)
C. latifolium (L.) Holub (*1*)
Bupleurum americanum Coult. et Rose
B. triradiatum Adam ex Hoffm. (*1, 2*)
**Magadania olaensis* (Gorovoi et N. S. Pavlova) M. Pimen. et Lavrova
M. victoris (Schischk.) M. Pimen. et Lavrova (*2*)
Ligusticum hultenii Fern. (*1, 2*)
Tilingia ajanensis Regel et Til. (*1, 2*)
Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen. (*1*)
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Aschers. et Graebn. (*1, 2*)
C. unalaschkense (Ledeb.) Rydb. (*2*)
Pyrola minor L. (*2*)
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.
L. palustre L. (*1, 2*)
Rhododendron aureum Georgi (*1*)
R. camtschaticum Pall. (*1, 2*)
R. parvifolium Adam (*1*)
Phyllodoce caerulea (L.) Bab. (*1, 2*)
Loiseleuria procumbens (L.) Desv. (*1, 2*)
**Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don (*1*)
Andromeda polifolia L. (*1*)
Arctous alpina (L.) Neidenzu
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.
Vaccinium vitis-idaea L. (*1*)
V. uliginosum L.(*1*)
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai (*1*)
Primula cuneifolia Ledeb. (*1, 2*)
Trientalis europaea L. (*1, 2*)
Armeria scabra Pall. ex Schult. (*1*)
Gentiana glauca Pall. (*1, 2*)
Gentianella auriculata (Pall.) Gillet (*1, 2*)
Polemonium villosum J. Rudolph ex Georgi (*2*)
Myosotis stenophylla Knaff (*1*)
Mertensia maritima (L.) S. F. Gray (*1, 2*)
M. pubescens (Roem. et Schult.) DC. (*1*)
**Pennelianthus frutescens* (Lamb.) Crosswhite (*1, 2*)
Lagotis glauca Gaertn. (*1*)
L. minor (Willd.) Standl.
Pedicularis amoena Adam ex Stev. (*1*)
P. capitata Adam (*1, 2*)
P. chamissonis Stev. (*1*)
P. labradorica Wirsing (*2*)
P. ochotensis A. Khokhr. (*2*)
P. oederi Vahl (*1, 2*)
P. sudetica Willd. (*1, 2*)
P. verticillata L. (*1*)
P. villosa Ledeb. ex Spreng. (*2*)
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. (*1*)
Pinguicula variegata Turcz. (*1*)
P. villosa L.
Galium boreale L. (*1, 2*)

Linnaea borealis L. (*1, 2*)
Lonicera edulis Turcz. ex Freyn (2)
Patrinia sibirica (L.) Juss. (*1*)
Astrocodon expansus (J. Rudolph) Fed. (*1, 2*)
Campanula langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et Mey. (*1, 2*)
C. lasiocarpa Cham. (*1*)
Solidago spiraeifolia Fisch. ex Herd. (2)
Aster alpinus L. (*1, 2*)
A. sibiricus L.
Erigeron komarovii Botsch.
E. politus Fries (2)
Achillea alpina L. (2)
Tanacetum boreale Fisch. ex DC. (*1, 2*)
Dendranthema arcticum (L.) Tzvel.
D. hultenii (A. et D. Löve) Tzvel.
Artemisia arctica Less. (2)
A. borealis Pall. (2)
A. glomerata Ledeb. (2)
A. tilesii Ledeb.
A. vulgaris L. (*1*)
**Cacalia auriculata* DC.
C. hastata L. (*1, 2*)
Senecio pseudoarnica Less. (*1*)
S. vulgaris L. (2)
Saussurea nuda Ledeb. (2)
Scorzonera radiata Fisch. ex Ledeb. (*1, 2*)
Lactuca sibirica (L.) Maxim. (*1*)
Taraxacum sp. (*1, 2*)
***Crepis burejensis* Fr. Schmidt. (2)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беркутенко А. Н. Редкие растения Магаданской области. Магадан: ИБПС ДВО АН СССР, 1987. 74 с. — *Голубова Е. Ю.* Изучение успешности гнездования морских птиц на острове Талан // Изучение морских колониальных птиц в СССР. Информ. матер. АН СССР. Магадан: Изд-во ДВО АН СССР, 1990. С. 33—35. — *Голубова Е. Ю., Беркутенко А. Н.* Флора и растительность острова Талан (Охотское море) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1302—1309. — *Шишкин И. К.* К флоре Ольского острова в Тауйской губе Охотского моря // Вестн. ДВФ АН СССР. 1936. Вып. 18. С. 109—121. — *Хохряков А. П.* Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 297 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Институт биологических проблем Севера ДВО АН СССР
Магадан

Получено 17 VI 1991

УДК 581.526

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 3

И. В. Благовещенский

ОСОБЕННОСТИ МИКРОЦЕНОТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СФАГНОВЫХ БОЛОТ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

I. V. BLAGOVESCHENSKIY. CHARACTERISTICS OF MICROCOENOTIC STRUCTURE OF PLANT COMMUNITIES IN SPHAGNUM MIRES OF THE ULIANOVSK REGION

Приведены анализ микроценотической структуры растительных сообществ 2 ассоциаций — Oxycoccus palustris—Carex lasiocarpa—Sphagnum teres и Andromeda polifolia+Oxycoccus palustris—Rhynchospora alba—Sphagnum papillosum+S. magellanicum, а также карты участков фитоценозов.

Болота — не типичный для Ульяновской обл. компонент ландшафта, особенно сфагновые болота, которые находятся здесь на южной границе распространения и поэтому представляют особый интерес. В более ранней работе (Благовещенский, Благовещенская, 1978) охарактеризована растительность сфагновых болот, но только на ценотическом уровне (объектом последнего является фитоценоз). В данной статье мы описываем сфагновые сообщества на микроценотическом подуровне, поскольку в этом случае учитывается пестрота растительного покрова сфагновых болот. Последняя, по мнению М. С. Боч и В. В. Мазинга (1979), обусловлена двумя группами факторов: а) характером роста растений, их высотой над уровнем болота и глубиной проникновения в торфяную почву, их сферой влияния на окружающие растения; б) разнокачественностью условий среды на различных нано-, микро- и мезоформах поверхности, пестротой торфяных слоев, на которых развивается растительность.

Пестрота растительного покрова проявляется в мозаичности и комплексности. Неоднородность растительного покрова, описанная нами, является мозаичностью, так как все выделенные участки малы (в среднем не более 1 м^2) и взаимосвязаны общим эдификаторным ярусом, т. е. неоднородность наблюдается внутри одного фитоценоза. Изучение мозаичности мы вели на микроструктурном и микроценотическом подуровнях ценотического уровня исследований (Мазинг, 1974). Объекты исследования микроструктурного уровня — ковер, кочка, мочажина, микроценотического уровня — микроценоз.

Микроценотическая структура растительности сфагновых болот изучалась методом крупномасштабного картирования участка фитоценоза 5 × 5 или 5 × × 6 м (Александрова, 1964; Понятовская, 1964). Всего нами было изучено 3 участка фитоценоза: 1) сплавина оз. Кряж Барышского р-на; 2) сплавина оз. Светлое Николаевского р-на; 3) болото Малое Инзенского р-на Ульяновской обл. (характеристика сфагнового сообщества с последнего болота здесь не приводится, так как эти материалы опубликованы ранее (Благовещенский, 1989)). Далее приводится характеристика этих участков.

Изучалась травяно-сфагновая сплавина оз. Кряж Барышского р-на, ассоциация Oxycoccus palustris—Carex lasiocarpa—Sphagnum teres. В одном из фитоценозов этой ассоциации было проведено микроценотическое картирование (рис. 1; табл. 1—3). Пояснения к рис. 1 приведены в табл. 1.

Анализ полученных данных показал, что для рассматриваемой ассоциации наиболее ярким и характерным признаком является крупнокочковатый микрорельеф. Кочками занято 51.6% всей закартированной площади, высота кочек колеблется от 6 до 25 см (в среднем 15 см). Уровень грунтовых вод (УГВ) под кочками от 21 до 40, между кочками — от 12 до 24 см. Микроценозы кочек и ковров при определенном флористическом сходстве резко различаются обилием и покрытием отдельных компонентов. Всего нами выделено 11 микроценозов, из них 7 — для межкочий, 4 — для кочек (табл. 2).

Для микроценозов кочек (*8—11*) характерно хорошее развитие клюквы (ее покрытие не менее 40—50, а в ряде случаев — 80—90%). Обильное развитие клюквы на кочках связано с низким стоянием грунтовых вод под ними. Корреляция здесь высокая: $r = +0.95 \pm 0.08$. Уравнение регрессии $y = 3.25x - 31$, где x — покрытие, y — УГВ (расчеты сделаны по 17 значениям УГВ и покрытия клюквы).

Микроценозы кочек весьма сходны между собой, различаются лишь покрытием видов травяного яруса *Carex lasiocarpa*,[1] *Menyanthes trifoliata*. Моховой покров состоит исключительно из *Sphagnum teres* (его покрытие всегда 100%). Преобладающий микроценоз кочек — Oxycoccus palustris (70%)—Carex lasiocarpa—Sphagnum teres (9).

---

[1] Все латинские названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1981).

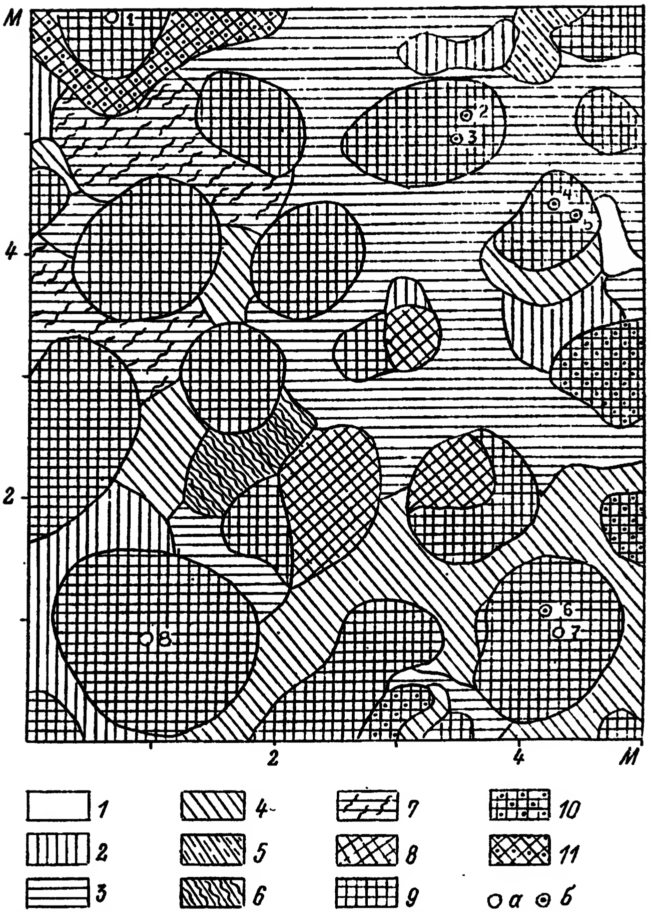


Рис. 1. Горизонтальное размещение микроценозов на сплавине оз. Кряж Барышского р-на Ульяновской обл.

1—11 — микроценозы (условные обозначения под соответствующими номерами даны в табл. 1). Деревья: *а* — *Betula pubescens*, *б* — *Pinus sylvestris*. Цифры у значков соответствуют номерам деревьев в табл. 3.

Микроценозы ковров (*1—7*) характеризуются меньшим развитием клюквы (покрытие 10—15%). Их можно разбить на 2 довольно резко различающиеся группы. Для 1-й (*1—5*) наиболее характерен микроценоз Oxycoccus palustris (20%)—Carex lasiocarpa—Sphagnum teres (3). Покрытие сфагнума всегда 100%. Для 2-й группы характерны микроценозы Oxycoccus palustris (10%)—Carex limosa—Sphagnum angustifolium (6) и Oxycoccus palustris (10%)—Carex limosa+Menyanthes trifoliata— Sphagnum·angustifolium+Sphagnum balticum (7).

Различия во флористическом составе дают возможность предположить, что эти группы микроценозов сформировались в несколько различных условиях минерального питания, хотя это, конечно, и не обязательно, поскольку экологические амплитуды этих растений и даже сфагновых мхов могут сильно перекрываться.

Таким образом, можно выделить 3 группы микроценозов (табл. 1).

1. Группа микроценозов ковров с эдификатором *Sphagnum teres*. УГВ колеблется от 12 до 24 см (в среднем 16—18 см). В травяно-кустарничковом ярусе постоянно присутствуют *Oxycoccus palustris* (покрытие от 5 до 40%), *Menyanthes trifoliata, Carex lasiocarpa*. Эта группа микроценозов занимает 41.4% всей площади. Включает в себя 5 микроценозов (*1—5*).

ТАБЛИЦА 1

Микроценотическая структура ассоциации Oxycoccus palustris—Carex lasiocarpa—Sphagnum teres (сплавина оз. Кряж)

№	Микроценозы	Форма микрорельефа	УГВ от и до, см; дата измерения 4 VII 1981	Площадь микроценоза, %	Средние длина и ширина, см
1	Sphagnum teres	Ковер	18	0.7	70—20
2	Oxycoccus palustris (20%)—Sphagnum teres	»	15—20	5.7	90—40
3	Oxycoccus palustris (20%)—Carex lasiocarpa—Sphagnum teres	»	12—24	22.7	Фон
4	Oxycoccus palustris (15%)—Carex lasiocarpa+Menyanthes trifoliata—Sphagnum teres	»	12—18	11.0	»
5	Oxycoccus palustris (30%)—Carex lasiocarpa+Drosera rotundifolia—Sphagnum teres	»	16	1.3	90—40
6	Oxycoccus palustris (10%)—Carex limosa—Sphagnum angustifolium	»	15—16	2.0	130—50
7	Oxycoccus palustris (10%)—Carex limosa+Menyanthes trifoliata—Sphagnum balticum+S. angustifolium	»	13—18	5.0	180—60
8	Oxycoccus palustris (60%)—Sphagnum teres	Кочки	22—29	5.3	100—60
9	Oxycoccus palustris (70%)—Carex lasiocarpa—Sphagnum teres	»	21—40	40.0	120—80
10	Oxycoccus palustris (70%)—Carex lasiocarpa+Menyanthes trifoliata—Sphagnum teres	»	22—30	3.3	80—60
11	Oxycoccus palustris (60%)—Carex lasiocarpa+Carex limosa—Sphagnum teres+S. angustifolium	»	17—25	3.0	220—150

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав и покрытие видов микроценозов ассоциации Oxycoccus palustris—Carex lasiocarpa—Sphagnum teres (сплавина оз. Кряж)

Вид	Проективное покрытие										
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*
Betula pubescens									+		
Pinus sylvestris									+		
Salix lapponum									+		
Oxycoccus palustris		20	20	15	30	10	10	60	70	70	60
Carex lasiocarpa			10	5	10	+		5	5	10	10
C. limosa				1		10	5				5
C. rostrata				+		+					
Drosera rotundifolia			5	+	30			1			
Equisetum fluviatile		+		+		+					+
Menyanthes trifoliata			5	25	15	1	15	20		30	20
Phragmites australis				+	1				3		
Scheuchzeria palustris				+	+	1					
Sphagnum angustifolium						100	80				20
S. balticum							20				
S. teres	100	100	100	100	100			100	100	100	80

Примечание. *1—11* — микроценозы (см. табл. 1 и рис. 1).

2. Группа микроценозов ковров с эдификатором *Sphagnum angustifolium*. УГВ здесь колеблется от 13 до 18 см. Эдификатором является *Sphagnum angustifolium*, к нему примешивается *Sphagnum balticum*. В трявяно-кустарничковом ярусе постоянно присутствуют *Carex limosa, Oxycoccus*

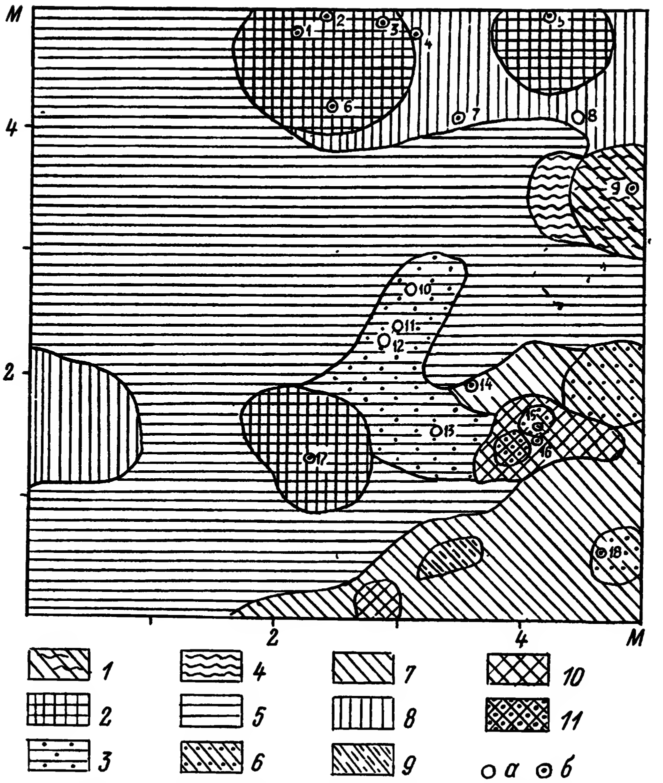


Рис. 2. Горизонтальное размещение микроценозов на сплавине оз. Светлое Николаевского р-на Ульяновской обл.

1—11 — микроценозы (условные обозначения даны в табл. 4). Деревья: *а* — *Betula pubescens*, *б* — *Pinus sylvestris*. Цифры у значков соответствуют номерам деревьев в табл. 6.

palustris (покрытие 10%), *Menyanthes trifoliata*. Эта группа микроценозов занимает 7% всей площади и включает в себя 2 микроценоза (*6*, *7*).

3. Группа микроценозов сфагновых кочек. УГВ колеблется от 17 до 40 см. Эдификатором является *Sphagnum teres*. Доминирующий вид травяно-кустарничкового яруса — клюква (покрытие 50—80%). Постоянно и обильно произрастает *Carex lasiocarpa*. Эта группа занимает 51.6% площади. Включает в себя 4 микроценоза (*8*—*11*).

Изучение микроценотической структуры было проведено также на участке фитоценоза ассоциации Andromeda polifolia+Oxycoccus palustris—Rhynchospora

ТАБЛИЦА 3

Характеристика древесного яруса, отмеченного на рис. 1

№ дерева	Вид	Высота, см	Диаметр, см
1	*Betula pubescens*	200	3
2	*Pinus sylvestris*	50	1
3	То же	53	1
4	» »	117	3
5	» »	34	1
6	» »	70	2
7	*Betula pubescens*	35	0.6
8	То же	200	3

ТАБЛИЦА 4

Микроценотическая структура ассоциации Andromeda polifolia + Oxycoccus palustris—Rhynchospora alba—Sphagnum papilosum + S. magellanicum
(сплавина оз. Светлое)

№	Микроценозы	Форма микрорельефа	УГВ от и до; дата измерения 1 X 1982	Площадь микроценоза, %	Средние длина и ширина, см
1	Andromeda polifolia (40%)—Sphagnum papillosum + S. magellanicum + S. angustifolium	Кочка	25	1.9	90—90
2	Andromeda polifolia (60%) + Oxycoccus palustris—Rhynchospora alba—Sphagnum papillosum + S. magellanicum + S. angustifolium	»	19—28	10.3	110—110
3	Andromeda polifolia (15%) + Oxycoccus palustris—Rhynchospora alba—Sphagnum papillosum + S. magellanicum	Ковер	8—14	4.8	175—65
4	Andromeda polifolia (15%) + Oxycoccus palustris—Sphagnum papillosum + S. magellanicum + S. angustifolium + S. cuspidatum	Кочка	12—19	0.2	65—35
5	Andromeda polifolia (25%) + Oxycoccus palustris—Rhynchospora alba—Sphagnum angustifolium + S. papillosum + S. magellanicum	Ковер	10—14	59.3	Фон
6	Oxycoccus palustris—Sphagnum papillosum + S. magellanicum + S. angustifolium	Кочка	17	2.1	75—50
7	Oxycoccus palustris—Rhynchospora alba—Sphagnum papillosum + S. magellanicum + +S. balticum	Ковер	8—10	9.1	350—120
8	Rhynchospora alba—Sphagnum papillosum+S. cuspidatum + S. magellanicum	»	12—14	9.2	250—100
9	Carex rostrata + Rhynchospora alba—Sphagnum papillosum + S. magellanicum	»	8—10	0.5	57—25
10	Oxycoccus palustris—Polytrichum alpestre + Sphagnum papillosum + S. magellanicum + S. angustifolium	Кочка	12—26	2.0	88—50
11	Eriophorum vaginatum—Sphagnum angustifolium + Polytrichum alpestre	»	26	0.6	25—25

alba—Sphagnum papillosum+S. magellanicum. Данная ассоциация характерна для сплавины оз. Светлое Николаевского р-на. 11 выделенных микроценозов можно объединить в 3 группы в зависимости от микрорельефа и состава эдификаторов (рис. 2; табл. 4—6). Пояснения к рис. 2 приведены в табл. 4.

1. Группа микроценозов кочек из *Sphagnum magellanicum, S. angustifolium, S. papillosum*. Представлена 2 микроценозами (*1, 2*). УГВ — 19—28 см. В моховом ярусе доминируют *Sphagnum papillosum, S. magellanicum, S. angustifolium*. Из кустарничков произрастают *Andromeda polifolia* (покрытие 40—60%) и *Oxycoccus palustris* (покрытие до 10%). Травы развиты плохо, в небольшом обилии встречается лишь очеретник белый. Эта группа микроценозов занимает 12.2% площади.

2. Группа микроценозов ковров и низких кочек из *Sphagnum papillosum* и *S. magellanicum*. Эта группа объединяет 7 микроценозов (*3—9*). УГВ — 8—19 см. В моховом ярусе доминируют *S. papillosum, S. magellanicum*, в небольшом количестве встречаются *S. angustifolium, S. balticum, S. cuspidatum, S. flexuosum*. В отличие от предыдущей эта группа характеризуется худшим развитием подбела (его покрытие не превышает 25%). Гораздо лучше развиты клюква (покрытие 40%) и травянистые растения (главным образом очеретник белый). В незначительном обилии встречаются шейхцерия болотная, росянка круглолистная, осока шерстистоплодная и

ТАБЛИЦА 5

Видовой состав и покрытие микроценозов ассоциации Andromeda polifolia + Oxycoccus palustris—Rhynchospora alba—Sphagnum papillosum + S. magellanicum (сплавина оз. Светлое)

Вид	Проективное покрытие										
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*
Betula pubescens			+				·	+			
Pinus sylvestris	+	+				+	+	+		+	+
Andromeda polifolia	40	60	15	15	25	2	1	3			
Oxycoccus palustris		10	3	10	15	40	10	2		25	
Carex lasiocarpa								+			
C. rostrata								10			
Chamaedaphne calyculata					1						
Drosera rotundifolia								3			
Eriophorum vaginatum											60
Rhynchospora alba		5	15	1	20	2	25	15	15	3	
Scheuchzeria palustris							1				
Sphagnum angustifolium	50	30	5	+	20	50				10	80
S. balticum							10				
S. cuspidatum				+	10			40			
S. flexuosum								5			
S. magellanicum	20	30	40	20	30	20	30	5	50	10	
S. papillosum	30	40	55	60	40	30	60	50	50	20	
Polytrichum alpestre								5		60	20

Примечание. *1—11* — микроценозы (см. табл. 4 и рис. 2).

ТАБЛИЦА 6

Характеристика древесного яруса, отмеченного на рис. 2

№ дерева	Вид	Высота, см	Диаметр, см	Возраст, лет
1	*Pinus sylvestris*	95	3	9
2	То же	65	1	6
3	» »	80	2	9
4	» »	50	1.5	5
5	» »	100	3	9
6	» »	60	1.5	9
7	» »	40	1	4
8	» »	30	1	4
9	» »	140	35	11
10	*Betula pubescens*	100	3	8
11	*Pinus sylvestris*	40	1	4
12	*Betula pubescens*	40	1	4
13	То же	35	1	4
14	*Pinus sylvestris*	35	1	4
15	То же	160	3	11
16	» »	110	3	9
17	» »	70	2	7
18	» »	61	1.5	5

осока вздутая. Эта группа микроценозов самая распространенная, занимает 85.2% площади.

3. Группа микроценозов кочек из *Polytrichum alpestre, Sphagnum angustifolium, S. magellanicum, S. papillosum.* Представлена 2 микроценозами (*10, 11*). УГВ — 12—26 см. В моховом ярусе доминируют *Polytrichum alpestre, Sphagnum angustifolium,* в небольшом количестве встречаются *S. magellanicum, S. papillosum.* Подбел отсутствует. Покрытие клюк-

вы до 25%. Из трав произрастают пушица влагалищная и очеретник. Эта группа микроценозов занимает всего 2.6% площади.

В пределах всех 3 групп микроценозов по кочкам произрастают деревца березы и сосны.

Таким образом, микроценотический анализ обоих растительных сообществ показывает, что микроценозы различаются лишь флористическим составом и покрытием компонентов травяно-кустарничкового яруса. Все микроценозы связаны между собой общим эдификаторным ярусом из сфагновых мхов, и поэтому неоднородность растительного покрова в описанных выше случаях следует считать мозаичностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Динамика растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 300—431. — *Благовещенский И. В.* Микроценотическая структура растительных сообществ сфагновых болот Ульяновской области (на примере болота Малого) // Структура и развитие болотных экосистем и реконструкций палеогеографических условий. Таллинн: Изд-во АН Эстонии, 1989. С. 20—24. — *Благовещенский И. В., Благовещенская Н. В.* К характеристике болот Ульяновского Предволжья // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 12. С. 1778—1788. — *Боч М. С., Мазинг В. В.* Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 187 с. — *Мазинг В. В.* Актуальные проблемы классификации и терминологии в болотоведении // Типы болот СССР и принципы их классификации Л.: Наука, 1974. С. 6—12. — *Понятовская В. М.* Учет обилия и характера размещения растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 209—299. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Ульяновский сельскохозяйственный институт

Получено 27 V 1991

УДК 582.572.42(477

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 3

Т. Л. Андриенко, В. И. Мельник, Л. А. Якушина

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *GALANTHUS NIVALIS (AMARYLLIDACEAE)* НА УКРАИНЕ

T. L. ANDRIYENKO, V. I. MELNIK, L. A. YAKUSHINA. DISTRIBUTION AND STRUCTURE OF GALANTHUS NIVALIS (AMARYLLIDACEAE) COENOPOPULATIONS IN UKRAINE

Детально изучено распространение *Galanthus nivalis* на Украине с использованием результатов природоохранной молодежной операции «Подснежник». Составлена карта распространения. Осуществлен анализ эколого-ценотических особенностей и возрастной структуры его ценопопуляций. Разработаны рекомендации по охране генофонда *Galanthus nivalis* на северо-восточнчой границе его ареала.

Galanthus nivalis L. — вид, ареал которого охватывает Центральную Европу и Средиземноморье (Meusel et al., 1964). На Украине этот вид находится на восточной границе своего распространения; в 1980 г. был занесен в «Красную книгу УССР» (Червона ..., 1980). Опубликованная в ней карта распространения вида свидетельствует о том, что данные о распространении *G. nivalis* на Украине на тот период были неполными: для некоторых регионов республики они совсем отсутствовали, для других, например Левобережья, были очень устаревшими. В значительной степени это связано с ранними сроками цветения *G. nivalis*, когда полевые ботанические исследования, как правило, еще не начинаются. С целью определения полной картины распространения *G. nivalis* на Украине, уточнения его эколого-ценотических особенностей и обеспечения реальной охраны вида

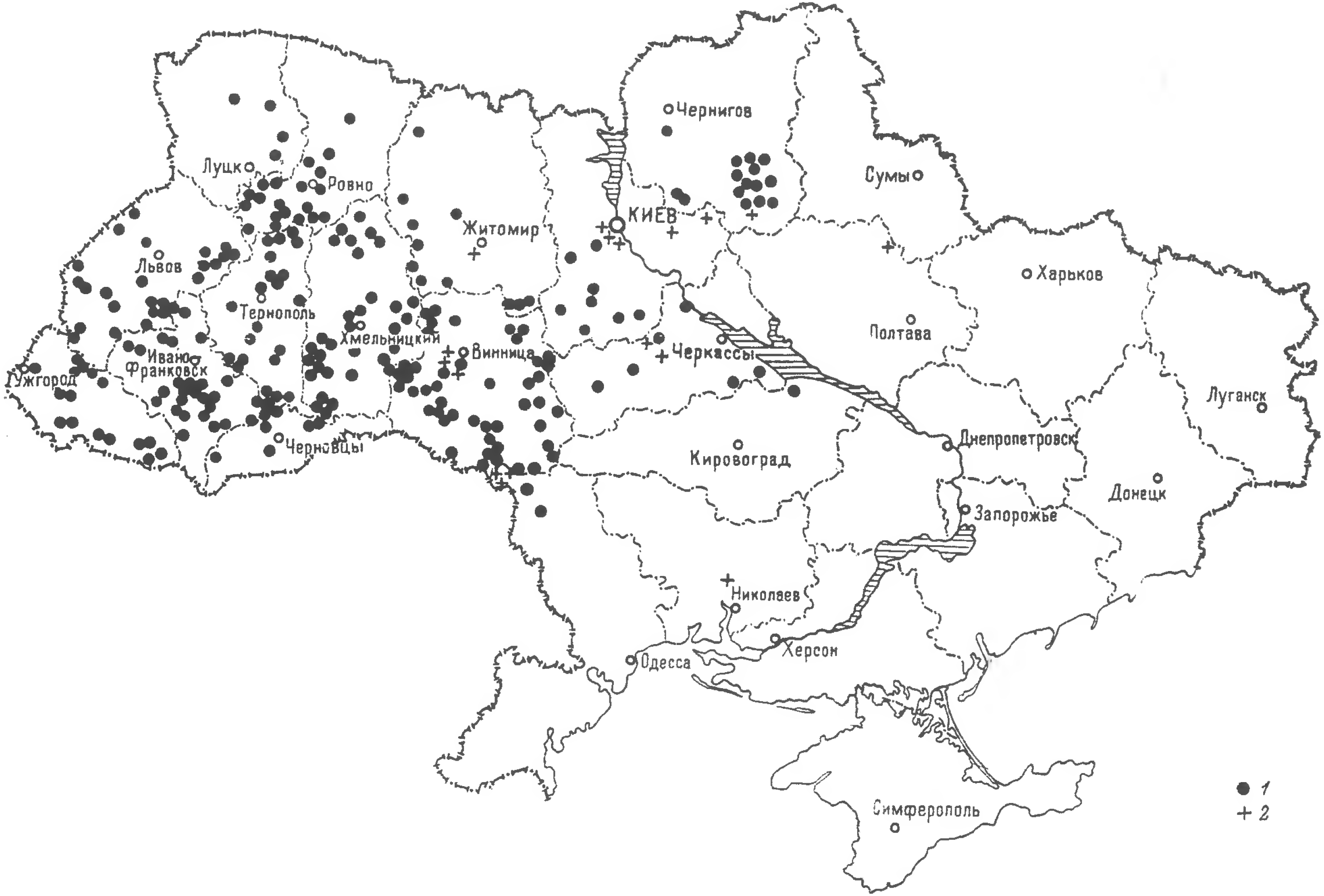


Рис. 1. Распространение *Galanthus nivalis* на Украине (с учетом данных операции «Подснежник»).

1 — существующие местонахождения вида, *2* — старые местонахождення вида, которые, по последним данным, не подтверждаются.

авторами данной статьи был обследован ряд местообитаний, а также при содействии Украинского общества охраны природы проведена республиканская природоохранная операция «Подснежник», рассчитанная в первую очередь на школьников.

Задание по операции включало в себя изучение местонахождений *G. nivalis* и присылку гербарных экземпляров с этикеткой (без луковиц, чтобы при широких масштабах операции не нанести вреда популяциям). В результате было установлено 183 местонахождения *G. nivalis*, подтвержденных гербарием, в основном ранее не известных. С учетом вновь выявленных и ранее известных (Любченко, Падун, 1985; Мельник, 1987; Любченко, 1988; Ивашин и др., 1988) местонахождений составлена новая карта распространения *G. nivalis* на территории Украины (рис. 1); карта будет помещена во 2-м издании «Красной книги Украины».

Основными регионами распространения *G. nivalis* на Украине являются Карпаты, Западная и Центральная Подолия, Малое Полесье, Волынское лессовое плато и Предкарпатье. Северная граница сплошного распространения вида на Украине проходит через Немиров (Львовской обл.)—Ровно—Новоград-Волынский—Васильков—Киев, т. е. вблизи северной границы Украинского Полесья. В окр. Киева, как и других больших городов, количество местонахождений все время сокращается (Котов, 1979). Восточная и юго-восточная граница сплошного распространения проходит по линии Васильков—Обухов—Звенигородка—с. Будеи Кодымского р-на Одесской обл. К востоку от этой границы есть отдельные локалитеты, в том числе на Левобережье Днепра, в полесской и лесостепной его частях.

Анализ данных о распространении *G. nivalis* на Украине свидетельствует о том, что особое внимание необходимо уделить сохранению уцелевших популяций вида на границе его ареала — в Ровенской, Киевской, Черкасской, Кировоградской, Одесской областях, и особенно в Черниговской обл., так как данных по ней недостаточно.

Проанализировав присланную информацию об условиях произрастания, можно отметить, что *G. nivalis* — типичный представитель широколиственных лесов. Он был отмечен в дубовых, дубово-грабовых, грабовых, буковых и ольховых лесах, где рос как в лесах, так и на лесных опушках, среди кустарников. Как вид-эфемероид *G. nivalis*, безусловно, является светолюбивым растением, биологически связанным с широколиственными лесами, растущими на богатых почвах. Значительно реже (только в единичных пунктах) *G. nivalis* отмечался в смешанных лесах — дубово-сосновых и буково-сосновых.

В целях определения современных фитоценотических позиций вида на Украине одним из авторов изучены эколого-ценотические особенности местообитаний и возрастного состава ценопопуляций в сплошной и островной частях ареала.

Сплошная часть ареала

1. Киевская обл., Таращанский р-н, окрестности пгт Тараща и сел Улашовка, Потоки, Владимировка, Улашовское лесничество Богуславского лесхоззага. Площадь 500 га. Почвы дерново-среднеподзолистые, свежие. Грабовый лес с преобладанием копытневых и волосистоосоковых сообществ. Подлесок образован *Corylus avellana* L. В синузиях эфемероидов доминируют *Allium ursinum* L., *Galanthus nivalis*.

2. Хмельницкая обл., Чемеровецкий р-н., окр. с. Беленище. Склоны лесной Толтры «Большая Бугаиха». Заказник местного значения. Площадь 66 га. Почвы дерново-среднеподзолистые, суглинистые, свежие. Дубово-грабовый лес с участием в древесном ярусе *Ulmus laevis* Pall. Подлесок образован *Corylus avellana*. В травостое ранневесеннюю синузию образует *Galanthus nivalis* с участием *Scilla*

bifolia L., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte, *C. solida* (L.) Clairv.; поздневесеннюю — *Allium ursinum* с покрытием 50—80% или *Scopolia carniolica* Jacq. с покрытием 60—80%.

3. Ровенская обл., Ровенский р-н, окр. с. Загороща, в 5 км к юго-востоку от г. Здолбунова, урочище «Песчаная гора», Здолбуновское лесничество Острожского лесхоззага. Площадь 300 га. Почвы дерново-среднеподзолистые, супесчаные, свежие. Грабовый лес волосистоосоковый. Подлесок образован *Corylus avellana, Euonymus verrucosa* Scop., изредка встречается *Daphne mezereum* L. В ранневесеннем аспекте доминируют *Galanthus nivalis, Hepatica nobilis* Mill. Местами сплошной ковер из *Hedera helix* L.

Островные местонахождения

4. Ровенская обл., окр. г. Костополя, Мащанское лесничество Костопольского лесхоззага. Площадь 30 га. Почвы дерново-подзолистые, торфянистые. Ольховый лес крапивовый. Подлесок образован *Corylus avellana*. *Galanthus nivalis* встречается в виде куртинок по наиболее возвышенным местам. Ранневесенний аспект образуют *Caltha palusthris* L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa* Scop., *Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl., *Galeobdolon luteum* Huds., *Isopyrum thalictroides* L., *Geum rivale* L., *Corydalis cava*.

5. Ровенская обл., Костопольский р-н, окр. с. Моквин, Моквинское лесничество Костопольского лесхоззага. Вырубка площадью 10 га на месте 200-летнего ясенево-дубового леса. Почвы дерново-подзолистые, свежие. Густые заросли, образованные 10—15-летними деревцами *Betula pendula* Roth, *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Pinus sylvestris* L. и кустарниками *Ribes spicatum* Robson, *Rubus idaeus* L., *R. nessensis* W. Hall. В травяном покрове доминируют *Milium effusum* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, образовавшие сплошные дернины. *Galanthus nivalis* сохранился в виде удаленных друг от друга куртин.

6. Черниговская обл. Бобровицкий р-н, окр. с. Ярославка, Старобасанское лесничество Нежинского лесхоззага. Площадь 10 га. Почвы дерново-подзолистые, суглинистые, свежие. Осиново-вязовый лес. Подлесок образован *Corylus avellana*. В период вегетации помимо *Galanthus nivalis* выявлены *Asarum europaeum, Carex pilosa, Gagea lutea, Scilla bifolia*.

В основу ценопопуляционного анализа *Galanthus nivalis* положен учет растений различных онтогенетических состояний. В литературе этапы онтогенеза этого вида не выделены, описаны только особенности строения вегетативных органов (Серебряков, 1952) и дана краткая характеристика онтогенеза от прорастания семян до цветения (Артюшенко, 1970). На основании имеющихся литературных данных и изучения вида в культуре в Центральном республиканском ботаническом саду (ЦРБС) АН Украины и в природе нами проведена периодизация его онтогенеза. Измерены вегетативные органы у 100 растений каждой возрастной группы. За год у *G. nivalis* закладываются низовая чешуя и 2 ассимилирующих листа. В луковице ежегодно образуются по 3 запасающие чешуи, между которыми сохраняются остатки цветоносов. Число чешуй в луковице и остатки цветоносов являются диагностическими признаками для определения возраста особей (Серебряков, 1952). Безусловно, в развитии растений бывают отклонения, зависящие от условий произрастания. Цветение особей в связи с особенностями температурного и светового режимов, режима влажности вегетационного сезона происходит не ежегодно. Поэтому можно определить лишь относительный, а не абсолютный возраст растений.

Рассмотрим этапы онтогенеза вида.

Проростки (*p*). От прорастания семян до появления всходов проходит 6 мес. Проросток нитевидный, беловато-зеленый. В год прорастания формируются лист и низовая чешуя.

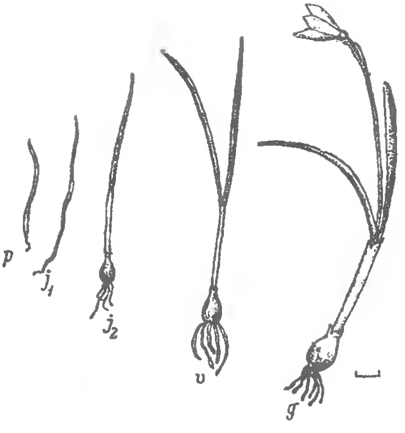


Рис. 2. Большой жизненный цикл *Galanthus nivalis* (20 IV 1987).

Ювенильные растения (*j*). Характеризуются наличием только 1 ассимилирующего листа. Продолжительность периода — 2 года. Растения 1-го и 2-го годов жизни различаются морфологически (рис. 2) и биометрически (табл. 1). Подземная часть ювенильных растений 1-го года жизни (j_1) состоит из 1 корешка, и только к концу вегетационного периода 1-го года жизни происходит формирование луковички за счет утолщения влагалища листа. Ювенильные растения 2-го года жизни (j_2) отличаются широкой и плоской листовой пластинкой, их подземная сфера состоит из луковицы и 5—6 корешков.

Виргинильные растения (*v*). Отличаются от ювенильных наличием 2 ассимилирующих листьев. Растения семенного происхождения вступают в виргинильный период с 3-го года жизни, а вегетативного — с 1-го.

Генеративные растения (*g*) Имеют по 2 ассимилирующих листа (у некоторых особей из закарпатских популяций имеется по 3 листа), цветонос, цветок. Цветение начинается примерно с 4—5-го года жизни. В природных популяциях на Украине преобладают 5—7-летние цветущие растения. Максимальный возраст цветущих растений, установленный нами, — 15 лет.

Условно сенильные растения (*s*). Габитуально сходны с виргинильными, однако отличаются от них несколько бóльшими размерами (табл. 1) и наличием остатков цветоносов прошлых лет в луковице. Сенильные растения выявлены лишь в одной из 6 обследованных ценопопуляций (табл. 2). Примерный возраст условно сенильных растений в этой ценопопуляции — 7—8 лет. Растения названы условно сенильными, так как для луковичных характерен обратный переход от сенильного состояния к генеративному в связи с улучшением условий произрастания.

Учет численности и возрастного состава *Galanthus nivalis* проводили по методике, апробированной на *G. woronowii* Losinsk. и других эфемероидах (Шорина, Смирнова, 1976). Закладывали трансекты 1 мм шир. и 10—50 м дл. в зависимости от размеров конкретных участков. Трансекты делили на квадраты по 1 м^2, на каждом из которых выкапывали все растения и определяли их возрастное состояние. При этом проростки учитывали как ювенильные растения.

Результаты учета представлены в табл. 2. В популяциях встречаются как отдельные особи, так и клоны вегетативного происхождения из 3—6 (реже 7—8)

ТАБЛИЦА 1

Биометрические параметры вегетативных органов *Galanthus nivalis* на различных этапах онтогенеза

Индексы этапов онтогенеза	Общая длина растения, см	Размеры вегетативных органов, см			
		лист		луковица	
		длина	ширина	высота	диаметр
j_1	5.5—9.5	5.0—5.5	0.1—0.2	0.5—0.7	0.2—0.3
j_2	13.5—18.0	7.0—11.0	0.3—0.5	0.8—1.1	0.4—0.6
v	13.5—20.5	8.5—12.5	0.3—0.6	0.9—1.5	0.6—1.2
g	14.0—39.0	13.0—20.0	0.5—1.4	1.2—2.5	0.9—1.8
s	14.0—23.0	13.5—15.0	0.4—0.6	1.0—1.5	0.8—1.5

ТАБЛИЦА 2

Численность и возрастной состав ценопопуляций *Galanthus nivalis* на Украине

Ценопопуляция	Численность на 1 м^2								
	j		*v*		*g*		*s*		общее количество
	число	%	число	%	число	%	число	%	
1	40	52.7	8	10.5	28	36.8	—	—	76
2	25	34.7	30	41.7	17	23.6	—	—	72
3	45	58.4	20	26.0	12	15.6	—	—	77
4	50	58.8	30	35.3	5	5.9	—	—	85
5	—	—	—	—	14	73.7	5	26.3	19
6	25	53.2	16	34.0	6	12.8	—	—	47

особей. Это свидетельствует об эффективности как семенного, так и вегетативного самовосстановления численности особей вида в популяциях. При вырубке леса, а следовательно, зарастании и задернении площадей семенное возобновление прекращается, поскольку дернина препятствует проникновению семян в почву и развитию всходов (табл. 2, ценопопуляция 5). В результате резко уменьшаются численность особей и плотность популяций. Сохранившиеся особи переходят от генеративного состояния к условно сенильному. Формируются ценопопуляции регрессивного типа с правосторонним спектром онтогенетических состояний, обреченные на полную деградацию. В местообитаниях, не нарушенных вырубками, ценопопуляции вида гомеостатичны, так как в них представлены все возрастные состояния — от всходов до генеративных растений и нет препятствий для постоянного поддержания численности особей путем семенного и вегетативного размножения. Таким образом, при отсутствии сильных антропогенных воздействий *G. nivalis* имеет устойчивые фитоценотические позиции в различных лесных сообществах сплошной и островной частей ареала на Украине. Усиленная эксплуатация лесов приводит к уменьшению численности вида и сокращению его ареала на северо-восточном пределе.

Изучение материалов, полученных в результате операции «Подснежник», показывает, что *G. nivalis* еще достаточно широко распространен на территории Украины, но требует охраны и должен быть оставлен в «Красной книге Украины» 2-го издания. Основная часть ареала *G. nivalis* в СССР находится на территории Украины (Meusel et al., 1964). Поэтому задача украинских ботаников сохранить в природе генофонд этого ценного декоративного вида, который имеет и целебные свойства.

Во многих сообщениях отмечается, что в последнее десятилетие (и даже в последние годы) подснежники встречаются все реже, численность популяций вида уменьшается. Поэтому необходимо увеличить количество природно-заповедных территорий, где вид бы охранялся. На данный момент вид охраняется в заповеднике «Расточье», в Карпатском и Каневском заповедниках и в нескольких заказниках. К сожалению, вблизи северо-восточной границы, где вид пребывает в наиболее угрожающих его выживанию условиях, заказники для его охраны отсутствуют. Нами предложены под охрану местонахождения вида в Здолбуновском и Костопольском лесничествах Ровенской обл., в Улашовском и Ставищенском лесничествах Киевской обл., в Старобасанском лесничестве Черниговской обл. Материалы переданы в Госкомприроды Украины. Необходимо расширить сеть заказников для охраны вида в указанных областях, а также создать заказники в Волынской, Житомирской, Полтавской, Сумской, Черкасской, Кировоградской и Одесской областях.

Гербарные образцы, полученные при проведении операции «Подснежник», переданы в Гербарий Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т. Амариллисовые (*Amaryllidaceae* St. Hilair) СССР. Морфология, систематика и использование. Л.: Наука, 1970. 180 с. — *Івашин Д. С., Буйдін В. В., Орлова Л. Д., Дорошенко І. Б.* Поширення та східна межа ареалу *Carpinus betulus* L. у Лівобережному Лісостепу України // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 2. С. 28—31. — *Котов М. И.* Изменения во флоре г. Киева и его окрестностей за последние 200 лет // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 53—57. — *Любченко В. М.* Весняні ефемероїди дібров верхньої течії р. Удай // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 6. С. 36—39. — *Любченко В. М., Падун І. М.* Сучасний стан рослинності Голосіївського лісопарку // Укр. бот. журн. 1985. Т. 42. № 1. С. 65—70. — *Мельник В. И.* Современное состояние *Galanthus nivalis* L. на северо-восточной границе ареала // Бюл. Гл. бот. сада. 1987. Вып. 143. С. 37—39. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с. — *Червона* книга Української РСР. Киев: Наукова думка, 1980. 504 с. — *Шорина Н. И., Смирнова О. В.* Возрастные спектры ценопопуляций некоторых эфемероидов в связи с особенностями их онтогенеза // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 166—200. — *Meusel H., Jäger E., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Kartenteil. Jena: Ved. Gustav Fischer Verlag, 1964. 258 s.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного
АН Украины
Центральный республиканский ботанический сад
АН Украины
Киев

Получено 28 XII 1990

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29(235.31)

© 1992

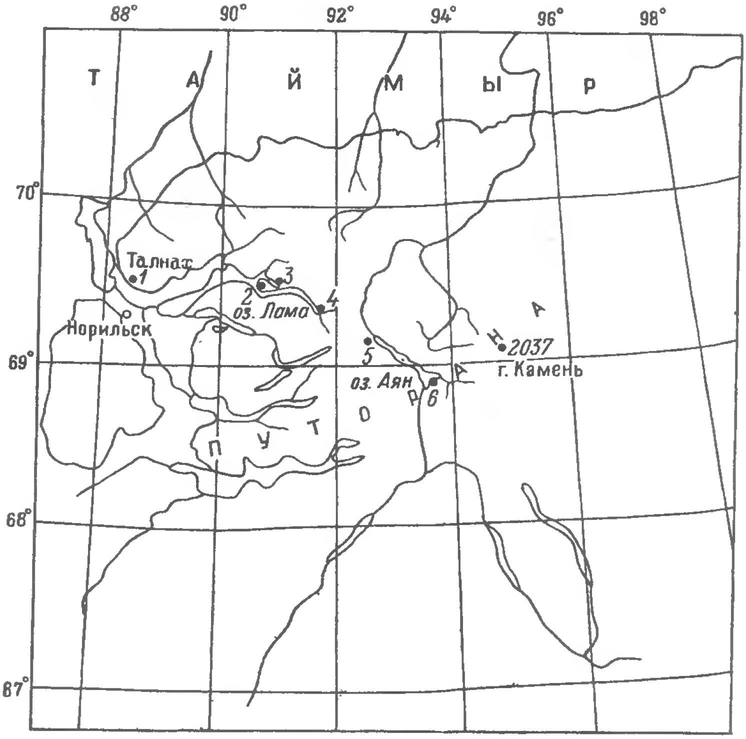
М. П. Журбенко

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ С СЕВЕРО-ЗАПАДА ПЛАТО ПУТОРАНА

M. P. ZHURBENKO. THE NEW AND RARE SPECIES OF LICHENS FROM THE NORTH-WESTERN PART OF THE PUTORANA PLATEAU

Приведены сведения о флористических находках 23 видов лишайников с северо-запада плато Путорана (сибирская Субарктика), в том числе о 5 новых для СССР видах: *Bryonora rhypariza, Caloplaca schoeferi, Lecanora chlorophaeodes, Pilophorus pallidus, Toninia rosulata.*

В 1983—1985 гг. автор изучал лишайники плато Путорана в соответствии с программой комплексного изучения горных фитоценотических систем Субарктики, осуществлявшейся 1-й Полярной экспедицией Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Базовый лагерь экспедиции находился на стационаре «Путорана», расположенном в северо-западной части плато, в окр. оз. Лама (см. рисунок). Нами были также обследованы пункты в центре плато (окр. оз. Аян) и на его северо-западной оконечности (окр. г. Талнах). В результате нашей работы появился флористический список лишайников района исследования, насчитывающий 437 видов (Журбенко, 1989), часть из которых представляет интерес своей новизной или относительной редкостью для территории СССР в целом и Сибири в особенности. В приведенном далее списке этих интересных видов указано количество их находок на 203 пробных площадках (по всем пунктам), с которых собирался материал для выявления данной лихенофлоры. Этими площадками мы старались охватить с известной повторностью все ландшафтное и экотопологическое разнообразие района исследования. В дальнейшем экологическое поведение видов определялось по изменению частоты их встречаемости в различных горных поясах и типах местообитания, оцениваемой с помощью критерия Стьюдента при $P = 0.95$. Некоторые из полученных результатов отражены в аннотациях к отдельным видам. Высотное распределение лишайников показано по отношению к высотным поясам растительности, которые имеют примерно следующие высотные привязки в районе стационара «Путорана» (цит. по: Норин, 1986): нижний (северо-таежный) лесной пояс расположен на высоте от 50—60 (уровень воды в оз. Лама) до 200—250 на северных склонах и до 450—500 м над ур. м. — на южных; подгольцовый пояс поднимается соответственно до 500—600 на северных склонах и до 600—650 м над ур. м. — на южных; выше начинается гольцовый пояс. Верхние ступени рельефа, переходящие в столообразную вершину плато, расположены здесь на высоте 900—1100 м. По мере продвижения к центру плато высота его увеличивается; уровень воды в оз. Аян находится на > 400 м выше, чем в оз. Лама. Пояс древесной растительности в котловине оз. Аян сильно редуцирован и отнесен нами (несколько условно) к верхней части лесного пояса. Верхние из обследованных здесь площадок (в гольцовом поясе) располагались на высоте порядка 1200 м над ур. м.



Северо-западная часть плато Путорана.

Обследованные пункты: *1* — окр. г. Талнах; *2*—*4* — окр. оз. Лама (*3* — стационар «Путорана»); *5*, *6* — окр. оз. Аян.

Arthonia glebosa Tuck. (= *Toninia groenlandica* Lynge). Окр. оз. Аян (*5*, *6*):[1] скальные обнажения, 31 VII 1984, 7 VIII 1984; каменные россыпи, 9 VIII 1984, 25 VIII 1984. На песчаной почве в верхней части лесного пояса (4 находки).

В СССР: плато Путорана, Якутия (среднее течение р. Индигирки; Бредкина, 1980).

Общее распространение: Гренландия, Азия (Сибирь), Сев. Америка (устное сообщение B. Murray).

Bryonora rhyparіza (Nyl.) Poelt (= *Lecanora rhyparіza* Nyl.). Окр. оз. Лама (*3*): скальные обнажения в лесном поясе гор, поверх напочвенных мхов, 21 VII 1985. Окр. оз. Аян (*6*): скальная стенка ущелья, верх лесного пояса, 15 IX 1984; горные тундры в верхней части макросклона и на вершине плато, 15 IX 1984, 24 VIII 1984; на песчаной почве, среди мхов и частично на них (4 находки).

Новый для СССР вид.

Общее распространение: Гренландия (Hansen, 1989), Исландия, Европа (Фенноскандия, горы Средней Европы) — var. *rhyparіza*; Азия (плато Путорана — var. *rhyparіza*, Гималаи — var. *lamaina* Poelt, var. *cyanotropha* Poelt et Mayrhofer; Poelt, 1983; Poelt, Mayrhofer, 1988).

Ввиду отсутствия сведений о *B. rhyparіza* в довольно давно уже вышедшем 1-м томе «Определителя лишайников СССР» (1971) мы считаем уместным привести здесь некоторые дополнительные сведения об этом виде. Подобно остальным представителям своего рода вид *B. rhyparіza* тяготеет к местоположениям, находящимся выше или севернее границы леса (Poelt, 1983). Для него характерно поселение на мхах (обычно из родов *Grimmia, Andreae*) или на почве в тесном контакте с ними. *B. rhypariza* уверенно опознается по толстому, хорошо развитому слоевищу сероватого цвета, дающему кроваво-красное окрашивание с КОН, ясно выделяющемуся краю апотеция и довольно крупным спорам — 18—29 × 4—7 мкм (иногда 2—4-клеточным). Наш материал относится к var. *rhypariza*, который отличается от var. *lamaina* следующими основными признаками: более дифференцированным слоевищем, образующим чешуйки (часто с фигурно вырезанным краем) и нередко имеющим красновато-коричневый оттенок; чуть меньшей длиной спор — 18—27 × 4—7 мкм (в наших образцах 17—20(23) × 5 мкм) по сравнению с 20—29 × 4—7 мкм у var. *lamaina*. Считавшийся ранее очень близким к *B. rhypariza* вид *Lecanora vicaria* (Th. Er.) Zahlbr. (= *L. rhypariza* subsp. *vicaria* Th. Er.) в настоящее время не включается в род *Bryonora* (Poelt, 1983). Этот редкий вид, известный из Европы, также поселяется на мхах в горных районах, имеет толстое сероватое слоевище и дает аналогичную цветную реакцию с КОН, но отличается от представителей данного рода характером корового слоя апотеция, особенностями строении сумок и спор.

---

[1] Цифры соответствуют пунктам, обозначенным на рисунке.

Caloplaca arenaria (Pers.) Müll. Arg. (= *C. lamprocheila* (DC.) Flag.) Окр. озер Лама (*4*) и Аян (*5, 6*): в верхней части лесного пояса и в подгольцовом поясе, на каменистом субстрате, преимущественно в скальных обнажениях, иногда — в каменных россыпях (7 находок).

В СССР: довольно редкий для Сибири вид, одни из ближайших местонахождений — Алтай (Седельникова, 1990) и Верхнеколымское нагорье (Котлов, 1991).

Общее распространение: Гренландия (Hansen et al., 1987), Европа, Азия, Сев. Америка (Ryan, Nash, 1991).

C. epithallina Lynge. Окр. оз. Аян (*5*): скалы и каменные россыпи в верхней части лесного пояса, на слоевищах лишайников (*Parmelia* sp., *Placolecanora crustacea, Rhizoplaca chrysoleuca*), растущих на каменистом субстрате, 31 VII 1984 (2 находки).

В СССР: Кавказ (Poelt, 1985), Центр. Тянь-Шань (Байбулатова, 1988), Алтай (Седельникова, 1990), плато Путорана.

Общее распространение: Гренландия, Европа, Кавказ, Африка, Азия, Сев. Америка. Аркто-высокогорный вид.

C. nivalis (Koerb.) Th. Fr. Окр. г. Талнах (*1*): скалы в лесном поясе, на мхе, 9 VIII 1985 (1 находка).

В СССР: Карпаты (Макаревич и др., 1982), Мурманская обл. (Домбровская, 1970), Новая Земля (Lynge, 1928), Таймыр (Malme, 1932), плато Путорана.

Общее распространение: Гренландия (Hansen et al., 1987), Европа, Азия, Сев. Америка. Аркто-высокогорный вид.

C. schoeferi Poelt. Окр. оз. Аян (*5*): скальная стенка ущелья, верхняя часть лесного пояса, на мхе, поверх каменистого субстрата, 31 VII 1984 (1 находка).

Новый для СССР вид.

Общее распространение: Европа (Альпы, Карпаты), Азия.

Catapyrenium daedaleum (Krempelh.) B. Stein. Окр. оз. Лама (*3*): скалистый каньон, верхняя часть лесного пояса, на почве, 15 VII 1985 (1 находка).

В СССР: Карелия, Карпаты; новый для Сибири вид.

Общее распространение: Гренландия, Исландия, Европа (Фенноскандия, Альпы, Карпаты), Азия, Сев. Америка (Thomson, 1989).

Collema dichotomum (With.) Coppins et Laundon (=*C. fluviatile* (Huds.) Steud.). Окр. оз. Лама (*4*): распадок с ручьем, в подгольцовом поясе, на камне, омываемом водой, 16 VII 1984 (1 находка).

В СССР: Карелия, Кавказ; новый для Сибири вид.

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка.

Lecanora chlorophaeodes Nyl. Окр. г. Талнах (*1*): скалы в ущелье, лесной пояс, 9 VIII 1985. Окр. оз. Лама (*2*): небольшое скальное обнажение в долине ручья (эпизодически заливаемое водой), лесной пояс, 23 VII 1985. На каменистом субстрате (2 находки).

Новый для СССР вид.

Общее распространение: Европа (Фенноскандия), Азия, Сев. Америка.

Lecidea instrata Th. Fr. Окр. оз. Лама (*3*): скалы в ущелье, верхняя часть лесного пояса, на камне, 15 VII 1985 (1 находка).

В СССР: Южн. Алтай (сообщение З. С. Мырзакуловой и М. П. Андреева), плато Путорана.

Общее распространение: Европа (Фенноскандия, Альпы, Балканы), Азия, Сев. Америка. Аркто-высокогорный вид (?).

Microglaena leucothelia (Anzi) Arn. Окр. оз. Лама (*3*): лесной пояс, на обнаженной древесине вместе с видом *Cladonia* sp. и частично на нем, 15 VII 1983 (1 находка).

В СССР: Кольский п-ов, Таймыр, плато Путорана.

Общее распространение: Европа, Азия. Аркто-высокогорный вид.

Parmelia teretiuscula Oxn. Обычный вид в районе исследования, встреченный во всех пробах флоры (*1—6*) и во всех горных поясах растительности. Тяготеет к гольцовому поясу, где особенно обильно развивается на щебне. Поселяется на каменистом субстрате, но избегает скальных местообитаний (28 находок).

В СССР: плато Путорана, Якутия, Читинская обл., Анюйское нагорье (Андреев, 1984), Верхнеколымское нагорье (Котлов, 1991).

Известен пока только из горных районов Сибири.

Систематическое положение таксона в ранге отдельного вида, на наш взгляд, требует ревизии. Собранный нами материал позволяет проследить за всем вариационным рядом изменчивости — от типичной *Parmelia stygia* до типичной *P. teretiuscula*. Вероятно, последняя является формой *P. stygia*, характерной для более суровых аркто-высокогорных условий.

Parmeliella arctophila (Th. Fr.) Malme. Окр. оз. Аян (*6*): горные тундры на вершине плато, на песчаной почве, 24 VIII 1984 (1 находка).

В СССР: Кольский п-ов, Новая Земля, Таймыр (Пийн, 1984), плато Путорана.

Общее распространение: Исландия, Европа (Фенноскандия, Альпы), Азия, Сев. Америка. Аркто-высокогорный вид.

Pertusaria corallina (L.) Arn. Окр. озер Лама (*2, 3*) и Аян (*5, 6*), в лесном, подгольцовом поясах и в нижней части гольцового пояса. На каменистом субстрате, в скальных обнажениях и каменных россыпях (6 находок).

В СССР: нередкий в европейской части; новый для Сибири вид.

Общее распространение: Европа (преимущественно в горах), Азия.

Наш материал показал несколько иную реакцию с парафенилендиамином, нежели указанная в «Определителе лишайников СССР» (1971 : 53) («слоевище... от Р становится киноварно-красным»). Коровой слой в слоевищах исследованных нами образцов от этого реактива окрашивался в розовый цвет, а сердцевина — в интенсивно красный.

P. excludens Nyl. Самый обычный повсеместный вид в районе исследования (*1—6*). Встречается во всех горных поясах, не обнаруживает закономерной приуроченности ни к одному из них. В каменных россыпях и скальных обнажениях, на каменистом субстрате, иногда переходит на обнаженную древесину (плавник) и различные почвенные субстраты (52 находки).

В СССР: отмечался довольно редко; в Сибири — плато Путорана, арктическая Якутия, Байкальский хр. (Макрый, 1990), Верхнеколымское нагорье (Котлов, 1991), Анюйское нагорье (Андреев, 1984).

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка.

P. solitaria H. Magn. Обычный повсеместный вид в районе исследования, отмечен во всех пробах флоры (*1—6*) и во всех горных поясах растительности (с примерно равной частотой встречаемости). В каменных россыпях и скальных обнажениях, на каменистом субстрате. Может переходить на обнаженную древесину (плавник), один раз отмечен на растительных остатках (37 находок).

В СССР: Новая Земля, Таймыр (автор собирал его на о-ве Диксон), плато Путорана, горы Южн. Сибири (Седельникова, 1985, 1990; Макрый, 1990), арктическая Якутия, Чукотка (Макарова, 1979).

Известен пока только из СССР.

P. subdactylina Nyl. Нередкий в районе исследований вид, отмеченный во всех пунктах (*1—6*) и во всех горных поясах; тяготеет к нижней части гольцового пояса. На различных почвенных субстратах — мхах, растительных остатках и т. п. (17 находок).

В СССР: Таймыр (Пийн, 1979), плато Путорана, Анюйское нагорье (сборы и определение М. П. Андреева; образцы хранятся в гербарии БИН — LE), Чукотка (сборы и определение И. И. Макаровой; образцы хранятся в гербарии БИН — LE).

Общее распространение: Азия, Сев. Америка (Аляска).

Pilophorus pallidus (Th. Fr.) Timdal (= *Lecidea pallida* Th. Fr.). Окр. г. Талнах (*1*): горные тундры на вершине плато, 8 VIII 1985. Окр. оз. Лама (*2, 3*): каменные россыпи и скальные стенки, верхняя часть лесного пояса, 13 VII 1985, 23 VII 1985; нивальное местообитание в гольцовом поясе, 25 VII 1985; горные тундры на вершине плато, 25 VII 1985. Обычно на песчаной почве. Тяготеет к гольцовому поясу (5 находок).

Новый для СССР вид.

Общее распространение: Гренландия, Исландия, Ян-Мейен, Шпицберген, Европа (Фенноскандия), Азия, Сев. Америка (Аляска, о-в Элсмира). Арктический вид (?).

Psorula rufonigra (Tuck.) G. Schneider. Обычный вид в окр. озер Лама (*3, 4*) и Аян (*5, 6*). В лесном и подгольцовом поясах, характерен для верхней части лесного пояса. В каменных россыпях, растет на каменистом субстрате в тесном контакте с мхами и отчасти на них (30 находок).

В СССР: Кавказ (Poelt, Mayrhofer, 1988), плато Путорана, Байкальский хр. (Макрый, 1990).

Общее распространение: Европа, Кавказ, Азия, Сев. и Центр. Америка (Schneider, 1979).

Rinodina parvula Mayrhofer et Poelt. Окр. оз. Аян (*5*): скалы в ущелье, лесной пояс, на камне, 31 VII 1984 (1 находка).

В СССР: Казахстан (п-ов Мангышлак, плато Устюрт; сборы и определение М. П. Андреева; образцы хранятся в гербарии БИН — LE), плато Путорана.

Общее распространение: Европа (Альпы, Македонские горы; Mayrhofer, 1984), Азия.

Schaereria cinereorufa (Schaer.) Th. Fr. (= *Lecidea cinereorufa* Schaer.). Окр. оз. Лама (*3, 4*): подгольцовый пояс, 15 VIII 1983, 12 VII 1984. Окр. оз. Аян (*5, 6*): верхняя часть лесного пояса, 9 VIII 1984; скалы, верхняя часть лесного пояса, 23 VIII 1984. На каменистом субстрате (4 находки).

В СССР: плато Путорана, Верхнеколымское нагорье (Котлов, 1991), Чукотка.

Общее распространение: Исландия, Европа, Азия, Сев. Америка.

Thelopsis melathelia Nyl. Окр. оз. Аян (*6*): подгольцовый пояс, скалы и каменные россыпи, на песчаной почве с растительными остатками, 16 VIII 1984 (1 находка).

В СССР: Карелия, плато Путорана, Новосибирские о-ва (Макарова и др., 1988), Чукотка.

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка.

Thrombium epigaeum (Pers.) Wallr. Окр. оз. Аян (*5, 6*): верхняя часть лесного пояса, подгольцовый пояс, нижняя часть гольцового пояса. На почве, один раз отмечен на древесине (6 находок).

В СССР: довольно редкий для Сибири вид — Таймыр (Пийн, 1984), плато Путорана, Якутия, Чукотка; в европейской части отмечался чаще.

Общее распространение: Гренландия, Европа, Азия, Сев. Америка, Новая Зеландия (Galloway, 1985).

Toninia rosulata (Anzi) H. Oliv. Окр. оз. Лама (*4*): скальные выходы в подгольцовом поясе, на почве, 8 VII 1984 (1 находка).

Новый для СССР вид.

Общее распространение: Европа, Азия.

В заключение автор выражает благодарность лихенологам, сотрудничавшим с ним при обработке коллекций лишайников с плато Путорана и определившим ряд видов: М. П. Андрееву — за определение *Lecidea instrata*, O. Breuss — *Catapyrenium daedaleum*, E. Timdal — *Toninia rosulata*, H. Vänska — *Lecanora chlorophaeodes*. Автор также благодарен проф. Б. Н. Норину за предоставленную возможность работать под его руководством на стационаре «Путорана» и проф. Н. С. Голубковой за ценные советы при написании данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П. Систематический состав лихенофлоры Анюйского нагорья // Нов. сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 136—140. — *Байбулатова Н. Э.* Лишайники бассейна реки Сары-Джаз (Центральный Тянь-Шань) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 349—354. — *Бредкина Л. И. Toninia groenlandica* Lynge em. Bredk. в лесостепных ландшафтах Якутской АССР // Нов. сист. низш. раст. 1980. Т. 17. С. 109—111. — *Голубкова Н. С.* Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1981. 200 с. — *Домбровская А. В.* Конспект флоры Мурманской области и северо-восточной Финляндии. Л.: Наука, 1970. 118 с. — *Журбенко М. П.* Материалы к лихенофлоре плато Путорана // Нов. сист. низш. раст. 1989. Т. 26. С. 110—116. — *Котлов Ю. В.* Лишайники Верхнеколымского нагорья: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1991. 169 с. — *Макаревич М. Ф., Навроцкая И. Л., Юдина И. В.* Атлас географического распространения лишайников в Украинских Карпатах. Киев: Наукова думка, 1982. 399 с. — *Макарова И. И.* Характеристика конкретных лихенофлор запада Чукотского полуострова // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 3. С. 351—361. — *Макарова И. И., Перфильева В. И., Николин Е. Г.* К флоре лишайников Новосибирских островов // Нов. сист. низш. раст. 1988. Т. 25. С. 127—134. — *Макрый Т. В.* Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск: Наука, 1990. 198 с. — *Норин Б. Н.* Растительность горных поясов северо-запада плато Путорана. Общая характеристика растительности // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 164—167. — Определитель лишайников СССР. Л.: Наука, 1971—1978. Вып. 1—5. — *Пийн Т. Х.* Флора и распространение напочвенных лишайников южных тундр Таймыра // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин, 1984. С. 134—172. — *Седельникова Н. В.* Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск: Наука, 1985. 179 с. — *Седельникова Н. В.* Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск: Наука, 1990. 173 с. — *Egan R. S.* A fifth checklist of the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada // Bryologist. 1987. Vol. 90. N 2. P. 77—174. — *Egan R. S.* Changes to the «Fifth checklist of the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada». 2 ed. // Bryologist. 1990. Vol. 93. N 2. P. 211—220. — *Galloway D. J.* Flora of New Zealand Lichens. Wellington, 1985. 662 p. — *Hansen E. S.* The lichen flora of Qaanaag (Thule), northwestern Greenland // Mycotaxon. 1989. Vol. 25. N 2. P. 379—394. — *Hansen E. S., Poelt J., Sochting U.* Die Flechtengattung *Caloplaca* in Grönland // Meddr. Grönland, Biosci. 25. 1987. 52 p. — *Lynge B.* Lichens from Novaya Zemlya. Oslo, 1928. 299 p. — *Malme G.* Lichenes orae Sibiriae borealis inde ab insula Minin usque ad promontorium Ryrkajpia in expeditione Vegae lecti // Arkiv för Botanik. 1932. Bd 25. H. 2. S. 1—42. — *Mayrhofer H.* Die saxicolen Arten der Flechtengattung *Rinodina* und *Rinodinella* in der Alten Welt // J. Hattori Bot. Lab. 1984. Vol. 55. P. 327—493. — *Poelt J.* Bestimmungsschlüssel europaischer Flechten / Ed. by I. Cramer. 1969. 757 S. — *Poelt J. Bryonora* eine neue Gattung der *Lecanoraceae* // Nova Hedwigia. 1983. Bd 38. S. 73—111. — *Poelt J. Caloplaca epithallina.* Pörtrat einer parasitischer Flechte // Bot. Jahrb. Syst. 1985. Bd 107. H. 1-4. S. 457—468. — *Poelt J., Mayrhofer H.* Über Cyanotrophie bei Flechten // Pl. Syst. Evol. 1988. Vol. 158. P. 262—281. — *Poelt J., Vezda A.* Bestimmungsschlussel europaischer Flechten. Vaduz: Cramer, 1977. Ergänzungscheft 1. 258 S.; 1981. Ergänzungscheft 2. 390 S. —

Ryan B. D., Nash T. H. Lichen flora of the eastern Brook Lakes watershed, Sierra Nevada mountains, California // Bryologist. 1991. Vol. 94. N 2. P. 181—195. — *Santesson R.* The lichens of Sweden and Norway. Stockholm: Sw. Mus. Nat. Hist., 1984. 333 p. — *Schneider G.* Die flechtengattung Psora sensu Zahlbruckner — versuch einer Gliederung. Vaduz: Cramer, 1979. Bibl. Lich. Vol. 13. S. 1—291. — *Thomson J. W.* Additions and a revised key to *Catapyrenium* in North America // Bryologist. 1989. Vol. 92. N 2. P. 190—193.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург

Получено 19 XII 1991

УДК 582.293.(376+342) (235.222)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 3

М. П. Андреев, З. С. Мырзакулова

ВИДЫ СЕМЕЙСТВ *LECIDEACEAE* И *LECANORACEAE* (*LICHENES*) ЮЖНОГО АЛТАЯ (ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)

M. P. ANDREEV, Z. S. MYRZAKULOVA. SPECIES OF THE FAMILIES *LECIDEACEAE* AND *LECANORACEAE* (*LICHENES*) FROM THE SOUTHERN ALTAI (THE EASTERN KAZAKHSTAN)

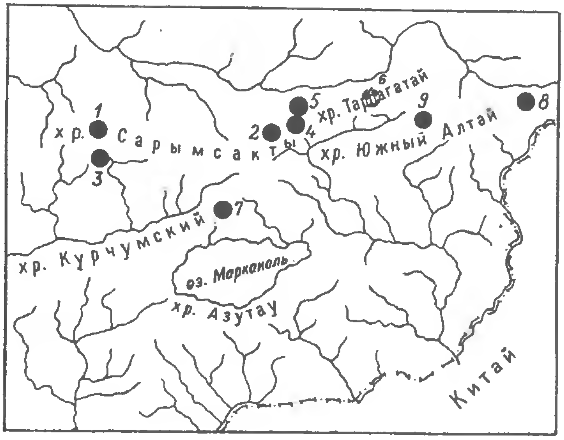
Приведен список, состоящий из 21 вида лишайников, относящихся к 5 родам из семейств *Lecideaceae* и *Lecanoraceae*.

Южный Алтай, являющийся частью Казахстанского Алтая, расположен в Восточно-Казахстанской области на стыке границ с Алтайским краем РСФСР и Китаем, вблизи оз. Маркаколь (см. рисунок). Он представляет собой широтно ориентированную горную систему, включающую в себя хребты Нарымский, Курчум, Азутау, Алтайский Тарбагатай, Сарымсакты, собственно Южный Алтай и Чиндагатуйский массив. В основном это среднегорья и высокогорья, расположенные на высоте до 2500—3500 м над ур. м. Геологическое строение района довольно разнообразное. Среди горных пород преобладают сланцы, алевролиты, известняки, песчаники, граниты, кварцевые порфиры и туфы. Климат Южного Алтая в основном зависит от высотной поясности, особенностей орографии и влияния влажных атлантических северо-западных ветров, приносящих осадки. В высокогорьях климат континентальный, более холодный, в предгорьях — аридный. Среднегодовые температуры воздуха отрицательные (оз. Маркаколь — —4, —4.5, Орловская долина — —3, —9 °С). Абсолютный минимум — —53, —55, абсолютный максимум — +29, +30 °С. Количество атмосферных осадков — 500—800 мм (Казахстан, 1950; Очерки ..., 1952; Природные ..., 1978).

В условиях горного рельефа растительность района довольно разнообразная. В предгорьях преобладают сухие степи местами со значительными выходами горных пород и обилием кустарников. Лесной пояс, начинающийся с высот 700—800 м над ур. м., в поймах рек и в межгорных долинах образован видами березы, осины, ивы, лиственницы, ели и др. На склонах преобладают хвойные леса из пихты, лиственницы, ели и кедровой сосны. На высотах более 2000 м над ур. м. расположены субальпийские луга, а также кобрезиевые, моховые тундры с многочисленными каменистыми выходами и осыпями (Огуреева, 1980).

В работах, касающихся лихенофлоры Казахстанского Алтая, для Южного Алтая ранее упоминалось 122 вида лишайников (Андреева, Мырзакулов, 1968; Андреева, 1978, 1983, 1987). В последнее время список пополнился еще 39 видами (Мырзакулова, 1988).

Из числа лишайников рода *Lecidea* s. str. и близких к нему родов сем. *Lecanoraceae*, ранее включавшихся в подрод *Eulecidea* рода *Lecidea*, для района было известно 4 вида.



Район исследований.

1 — перевал Путочный, *2* — горы Кзылкум, *3* — ущелье Комшыбай, *4, 5* — перевал Бурхат, *6* — Кара-Кабинская долина, *7* — р. Тихушка, *8* — верховья р. Куртинка, *9* — верховья р. Кара-Каба.

После обработки всего имеющегося материала (около 100 образцов), проведенной в рамках подготовки очередного тома «Определителя лишайников СССР», составлен приводимый далее список, в котором насчитывается 21 вид из 5 родов семейств *Lecideaceae* и *Lecanoraceae*. При этом впервые приводятся 5 видов для Казахстанского Алтая, 5 — для Казахстана, 3 — для азиатской части СССР и Казахстана, 4 — для СССР.

Образцы были собраны З. С. Мырзакуловой в 1987—1988 гг. во время алтайской экспедиции Института ботаники АН КазССР в 9 пунктах на 4 хребтах Южного Алтая, расположенных севернее оз. Маркаколь. Номера пунктов в тексте соответствуют номерам на карте.

Хребет Сарымсакты:

1 — перевал Путочный, 2340—2800 м над ур. м.
2 — горы Кзылкум, 2200—2770 м над ур. м.
3 — ущелье Комшыбай, 1040—1100 м над ур. м.
4 — перевал Бурхат, 2200 м над ур. м.

Хребет Алтайский Тарбагатай:

5 — перевал Бурхат, 2200 м над ур. м.
6 — Кара-Кабинская долина, альпийский пояс.

Хребет Курчум:

7 — р. Тихушка у оз. Маркаколь.

Хребет Южный Алтай:

8 — верховья р. Куртинка, 2500—2700 м над ур. м.
9 — верховья р. Кара-Каба, 2500 м над ур. м.

Сем. *Lecideaceae*

Lecidea Ach. emend. Hertel (*Lecidea* s. str.).

1. *Lecidea atrobrunnea* (Ram. ex Lam. et DC.) Schaer. 1828, Lich. Helvet. Spicileg. 3 : 134.

Хр. Сарымсакты: горы Кзылкум, юго-западный склон, 2360 м над ур. м., осыпи, 19 VII 1988, № 335. Хр. Южный Алтай: верховья р. Куртинка, 2500 м над ур. м., субальпийский пояс, 24 VII 1988, № 318; западный склон, 2700 м над ур. м., осыпи, 25 VII 1988, № 327. Новый вид для Казахстанского Алтая.

2. *L. auriculata* Th. Fr. 1861, Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal., ser. 3, 3 : 213.

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2340 м над ур. м., ерниковая тундра с выходами горных пород, 16 VII 1988, № 347; вершина, 2500 м над ур. м., осыпи, 16 VII 1988, № 355; горы Кзылкум, 2500 м над ур. м., осыпи, 19 VII 1988, № 351. Хр. Южный Алтай: верховья р. Куртинка, субальпийские луга с выходами горных пород, 24 VII 1988, № 352.

3. *L. cerviniicola* B. de Lesd. 1955, Bull. Soc. Bot. France, 102 : 231.

От типового образца отличается более крупными апотециями, от 0.5 до 2 мм в диам., с извилисто-волнистым краем и развитым слоевищем.

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2800 м над ур. м., вершина, осыпи, 16 VII 1988, № 320; горы Кзылкум, 2200 м над ур. м., ерниковая тундра, осыпи, 19 VII 1988, № 368; юго-западный склон, осыпи, 19 VII 1988, № 331; вершина, 2770 м над ур. м., осыпи, 19 VII 1988, № 300. Хр. Южный Алтай: верховья р. Куртинка, 2700 м над ур. м., западный склон, осыпи, 25 VII 1988, № 326. Новый вид для СССР.

4. *L. exilis* (Koerb.) Rabenh. 1870, Kryptog. Flora Sachs. 11 : 168.

Хр. Сарымсакты: ущелье Комшыбай, 1040 м над ур. м., смешанный лес в пойме р. Унги, на пне, 18 VIII 1988, № 240. Новый вид для азиатской части СССР и Казахстана.

5. *L. fuscoatra* var. *indecora* Hertel, 1975, Decheniana, 127 : 66.

Хр. Южный Алтай: 2500 м над ур. м., верховья р. Кара-Каба, на валуне, 30 VI 1987, № 292. Новый для СССР варитет.

6. *L. lactea* Flk. ex Schaer, 1828, Lich. Helvet. Spicileg. 127 : 128.

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2500 м над ур. м., осыпи, 16 VII 1988, № 356; горы Кзылкум, 2700 м над ур. м., вершина, осыпи, 19 VII 1988, №№ 301, 370.

7. *L. lapicida* (Ach.) Ach., 1803, Method. Lich. 37.

Споры несколько уже, чем у типового образца (7.5—12.5 × 2.5—5; 8.5—10× × 3—5 мкм).

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2500 м над ур. м., осыпи, 16 VII 1988, №№ 350, 360; горы Кзылкум, 2700 м над ур. м., северо-западный склон, осыпи, 19 VII 1988, № 329; вершина, 2700 м над ур. м., осыпи, 19 VII 1988, №№ 341, 342, 362, 365, 369; субальпийский пояс, ерниковая тундра с выходами горных пород, на валуне, 19 VII 1988, №№ 308, 311, 313; перевал Бурхат, альпийский пояс, северный склон, на скале, 19 VII 1987, № 305. Хр. Алтайский Тарбагатай: перевал Бурхат, альпийский пояс, 30 VII 1987, №№ 296, 297. Хр. Южный Алтай: верховья р. Куртинка, 2500—2700 м над ур. м., осыпи, 25 VII 1988, №№ 278, 316, 321, 367. Новый вид для Казахстана.

8. *L. leptoboloides* Nyl., 1874, Flora, 57 : 314.

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2500 м над ур. м., вершина, осыпи, 16 VII 1988, № 358. Хр. Южный Алтай: верховья р. Куртинка, субальпийский луг с выходами горных пород, на валуне, 24 VII 1988, № 336. Новый вид для СССР.

9. *L. paratropoides* Müll. Arg. 1874, Flora, 57 : 348—349.

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2500 м над ур. м., осыпи, 16 VII 1988, № 337; горы Кзылкум, 2360 м над ур. м., юго-западный склон, осыпи, 19 VII 1988, № 332; вершина, 2770 м над ур. м., осыпи, 19 VII 1988, №№ 340, 371. Хр. Курчум: в окр. заповедника «Маркаколь», р. Тихушка, хвойный лес с выходами горных пород, на горной породе, 7 VII 1987, № 298.

10. *L. plana* (Lahm in Koerb.) Nyl. 1872, Flora, 55 : 552.

Хр. Сарымсакты: горы Кзылкум, 2200 м над ур. м., субальпийский пояс, ерниковая тундра с выходами горных пород, осыпи, 19 VII 1988, № 309. Хр. Южный Алтай: верховья р. Куртинка, 2500 м над ур. м., осыпи, 25 VII 1988, № 325. Новый вид для Казахстана.

11. *L. promiscens* Nyl. 1872, Flora, 55 : 358.

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2560 м над ур. м., осыпи, 16 VII 1988, №№ 291, 353; вершина, 2800 м над ур. м., осыпи, 16 VII 1988, № 319; горы Кзылкум 2770 м над ур. м., вершина, 19 VII 1988, №№ 303, 363; юго-западный склон, 2300 м над ур. м., осыпи, 19 VII 1988, №№ 310, 312, 333; северо-западный склон, осыпи, 19 VII 1988, № 348. Хр. Южный Алтай: верховья р. Куртинка, 2500 м над ур. м., осыпи, 25 VII 1988, № 323. Новый вид для Казахстана.

12. *L. promiscua* Nyl. 1872, Flora, 55 : 357.

От типового образца отличается размерами спор (7—10 × 3—4.5 мкм).

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2560 м над ур. м., осыпи, 16 VII 1988, № 366; горы Кзылкум, 2770 м над ур. м., вершина, осыпи, 19 VII 1988, № 299.

13. *L. protecta* H. Magn. 1951, Bot. Not. 1 : 73—74.

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2500 м над ур. м., вершина, осыпи, 16 VII 1988, № 359. Новый вид для СССР.

14. *L. tessellata* Flk. 1819, Deutsch. Lichen, Teil 4, 5 : 64.

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2560 м над ур. м., осыпи, 16 VII 1988, №№ 286, 306, 357; горы Кзылкум, 2770 м над ур. м., вершина, осыпи, 19 VII 1988, № 341; северо-западный склон, 2300 м над ур. м., осыпи, 19 VII 1988, № 349; перевал Бурхат, 2200 м над ур. м., ерниковая тундра с выходами горных пород, на скале, 19 VII 1987, №№ 287, 295. Хр. Южный Алтай: верховья р. Куртинка, 2600 м над ур. м., осыпи, 25 VII 1988, №№ 275, 278, 317; западный склон, 1700 м над ур. м., осыпи, 25 VII 1988, №№ 315, 344. Новый вид для Казахстанского Алтая.

Сем. *Lecanoraceae*

Carbonea (Hertel) Hertel.

15. *Carbonea vorticosa* (Flk.) Hertel, 1987, Mitt. Bot. Munchen, 19 : 442.

От типового образца отличается более узкими спорами и более светлой окраской гипотеции. Споры 7.5—8.5 × 2.5—3.5 мкм.

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2500 м над ур. м., осыпи, 16 VII 1988, №№ 361, 362; горы Кзылкум, 2700 м над ур. м., альпийский пояс, осыпи, 19 VII 1988, №№ 304, 343, 364. Хр. Южный Алтай: верховья р. Куртинка, западный склон, 2700 м над ур. м., осыпи, 25 VII 1988, №№ 279, 345; верховья р. Кара-Каба, альпийский пояс, 2500 м над ур. м., на валуне, 30 VII 1987, № 294. Новый вид для Казахстана.

Clauzadeana Roux.

16. *Clauzadeana instratula* (Nyl.) Roux. 1983, Bull. Soc. Linneene Prov. 35 : 99—102.

Хр. Алтайский Тарбагатай: впадина Кара-Каба, альпийский пояс, на скале, 3 VII 1987, № 296. Новый вид для азиатской части СССР и Казахстана.

Lecidella Koerb. emend. Hertel et Leuckert.

17. *Lecidella carpathica* Koerb. 1861, Parerga Lich. : 212.

От типового образца отличается более широкими спорами (10—17.5 × 5—10 мкм).

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2560 м над ур. м., осыпи, 16 VII 1988, № 307; горы Кзылкум, 2360 м над ур. м., юго-западный склон, осыпи, 19 VII 1988, № 334; северо-западный склон, 2700 м над ур. м., осыпи, 19 VII 1988, № 329. Хр. Алтайский Тарбагатай: Кара-Кабинская долина, юго-восточный склон, альпийский пояс, 2100 м над ур. м., на скале, 3 VII 1987, № 285. Хр. Южный Алтай: верховья р. Куртинка, 2500 м над ур. м., осыпи, 25 VII 1988, № 322. Новый вид для Казахстанского Алтая.

18. *L. euphorea* (Flk.) Hertel, 1981, in J. Poelt et A. Vezda, Bibl. Lich., 16 : 201.

Хр. Сарымсакты: ущелье Комшыбай, смешанный лес, в пойме р. Унги, на пне, 18 VII 1988, № 248.

19. *L. stigmatea* (Ach.) Hertel et Leuckert, 1969, Willdenowia, 5 : 375.

Отличается от типового образца более высоким гимениальным слоем (100 мкм) и более толстым, ареолированным слоевищем (до 1 мм толщ.).

Хр. Сарымсакты: перевал Путочный, 2500 м над ур. м., осыпи, 16 VII 1988, № 354. Хр. Южный Алтай: верховья р. Куртинка, западный склон, 2700 м над ур. м., осыпи, 25 VII 1988, №№ 288, 293. Новый вид для Казахстанского Алтая.

Miriquidica Hertel et Rambold.

20. *Miriquidica garavaglii* (Schaer.) Hertel et Rambold, 1987, Mitt. Bot. Staatssamml. (Munchen): 377—392.

Хр. Алтайский Тарбагатай: Кара-Кабинская долина, альпийский пояс, на скале, 3 VII 1987, № 296. Новый вид для Казахстана.

21. *M. instrata* (Nyl.) Hertel em. Rambold, 1987, Mitt. Bot. Staatssamml. (Munchen): 377—392.

Хр. Южный Алтай: верховья р. Кара-Каба, 2500 м над ур. м., на валуне, 30 VI 1987, № 294. Новый вид для азиатской части СССР и Казахстана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Е. И. Флора споровых растений Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1978. Т. 11. Кн. 1. 263 с.; 1983. Т. 11. Кн. 2. 307 с.; 1987. Т. 11. Кн. 3. 294 с. — *Андреева Е. И., Мырзакулов П.* Лишайники сем. *Peltigeraceae* Казахстанского Алтая // Бот. материалы Герб. Ин-та бот. АН КазССР. Алма-Ата: Наука, 1968. Вып. 5. С. 79—83. — *Андреев М. П., Байбулатова Н. Э.* Новые и интересные лишайники родов *Lecidea* и *Lecidella* для Казахстана и Средней Азии // Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1986. Т. 23. С. 163—170. — *Андреев М. П., Кудратов И.* *Lecidea* и близкие таксоны лишайников флоры северо-западного и центрального Таджикистана // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 1. С. 101—111. — *Казахстан.* Общая физико-географическая характеристика. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 492 с. — *Мырзакулова З. С.* Лишайники Южного Алтая // Тр. II Молодежн. конф. ботаников г. Ленинграда. БИН АН СССР. Л., 1988. Ч. 3. С. 109—113. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1988. № 5684-В88. — *Огуреева Г. Н.* Ботаническая география Алтая. М.: Наука, 1980. 187 с. — *Очерки* по физической географии Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1952. 256 с. — *Природные* условия и естественные ресурсы Восточного Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1978. 190 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург
Институт ботаники АН Казахстана
Алма-Ата

Получено 22 VIII 1991

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92:582(47+57)

© 1992

ВЛАДИМИР ИСААКОВИЧ БАРАНОВ (1889—1967)

К 100-летию со дня рождения

E. L. LYUBARSKY, K. V. NIKOLAYEVA, V. T. SHALANDINA. VLADIMIR ISAAKOVICH BARANOV (TO THE CENTENARY FROM HIS BIRTH)

Выдающийся отечественный ботаник и разносторонне образованный человек, достойно представляющий Казанскую ботаническую школу, доктор биологических наук профессор Владимир Исаакович Баранов родился 22 февраля 1889 г. в с. Нырты Мамадышского уезда Казанской губернии в семье ремесленника из крестьян. В 1909 г. окончил Казанскую гимназию, а в 1913 — естественное отделение физико-математического факультета Казанского университета по специальности «ботаника» с дипломом I степени. Был оставлен в университете в должности ассистента кафедры физиологии растений и рекомендован для подготовки к профессорскому званию.

Научные исследования увлекают В. И. еще в студенческие годы: он изучает торфяные болота в окрестностях Казани, обследует пастбища в Уфимской губернии, экспериментально исследует поверхностное натяжение протоплазмы, создав для этого оригинальный капилляр-манометр собственной конструкции.

Уже в этих студенческих работах виден незаурядный талант будущего крупного ученого. Так, в процессе изучения торфяников В. И. составил атлас анатомических рисунков сфагновых мхов и выявил новое местонахождение *Lycopodium inundatum* L., а в результате исследования поверхностного натяжения протоплазмы убедительно доказал неприемлемость предложенного для этой цели метода Чапека.

В 1913—1914 гг. В. И. в экспедициях и на организованном им стационаре в долине р. Свияги изучает луга Казанской губернии. Эти исследования отличаются глубоким комплексным подходом к луговой растительности. С конца 1914 г. В. И. проводит наблюдения над ростом клеточных оболочек у водорослей на Бородинской биологической станции на озере Селигер.

1918—1932 гг. можно назвать «сибирским периодом» в жизни и деятельности В. И. В 1918 г. он поступает в аспирантуру кафедры ботаники Томского университета и одновременно становится ассистентом Института исследования Сибири, в 1920—1929 гг. заведует кафедрой экологии и географии растений в Сибирском институте сельского хозяйства (г. Омск), а в 1929—1932 гг. — кафедрой ботаники Пермского университета. В 1925 г. В. И. Баранову было присвоено звание профессора.

Гигантская работа ботаника-почвоведа проведена В. И. при изучении лесостепи Западной Сибири с комплексным почвенным и растительным покровом. Основываясь на постепенной смене ландшафта и преобладающего типа почв, черноземную полосу Западной Сибири он подразделил на 3 подзоны — северную лесостепь, типичную лесостепь и черноземную степь. Обследованная территория

находилась на стыке маршрутов А. Я. Гордягина и П. Н. Крылова. Работа В. И. Баранова «Растительность черноземной полосы Западной Сибири» явилась естественным завершением исследований этого региона и стала ботанико-географическим руководством обзорного характера и настольной книгой для целого поколения геоботаников и почвоведов.

Территорию от восточных склонов Урала до Минусинска В. И. разделил по составу растительных группировок на 28 районов, выявив в пределах каждого в связи с геоморфологическими особенностями почвенно-растительные комплексы.

Совершенно не изученным в физико-географическом, почвенном и ботаническом отношениях было в 30-е годы пространство Обь-Иртышского водораздела. Центральная часть его представляла собой обширные болотные массивы, известные как Васюганско-Абинские болота. Экспедиция, руководимая В. И. Барановым, работала в исключительно трудных условиях, но задание по выяснению перспектив освоения Обь-Иртышского водораздела было выполнено полностью. Дана подробная дифференциация ландшафтов в пределах исследуемой территории. Указано, что без серьезных затрат на осушение заболоченных пространств вряд ли возможно развитие земледелия в этом регионе.

В. И. Баранов стоял у истоков изучения лугов Западной Сибири. Им исследован профиль поймы долины р. Обь и охарактеризованы ландшафты, соответствующие пойменной, надпойменной и современной аллювиальной террасам. Возможности хозяйственного использования пойменных лугов долины р. Обь, как показано, определяются формами поверхности и элементарными ландшафтами поймы. Был поставлен вопрос об организации лугового опорного пункта с семенным питомником для разработки приемов и методов окультуривания потенциального лугового фонда. Рекомендации В. И. явились в дальнейшем основой для земледельческого освоения края.

Разносторонние геоботанические исследования проведены им на Восточном Алтае. Изучены флора Сайлюгемского хребта (2400—2800 м над ур. м.), а также экологический профиль Чуйской степи, рассмотрены перспективы освоения Шории.

Очень важные исследования с целью оценки земледельческого ландшафта проведены В. И. в пустынных районах Западной Монголии. В течение 2 лет он руководил почвенно-агрономическим отрядом монгольской экспедиции, организованной Академией наук СССР по договору с правительством Монголии. В задачу отряда входило общее геоботаническое и почвенное описание и выявление земледельческих районов с перспективами дальнейшего расширения посевной площади. В итоге проведенных исследований дана оценка земледельческого ландшафта, указано на возможные перспективы разведения помимо зерновых культур новых технических растений, дающих ценное волокно и каучук.

Академик В. Л. Комаров, в те годы вице-президент АН СССР, писал: «...В. И. Баранов счастливо сочетает в себе большие познания по теоретической ботанике, четкую методику работы и в своих работах по Монголии показал себя тонким диагностом растений, знатоком растительных ассоциаций с их динамикой и специалистом по районированию. Его работы по геоботанике Монголии несомненно составляют эпоху в истории исследования этой страны».[1]

Значительная часть собранного и обработанного материала опубликована, другая — не подлежала публикации в открытой печати, осталась в фондах.

Проведенные В. И. Барановым исследования получили высокую оценку в книгах Э. М. Мурзаева «Географические исследования МНР», В. Ф. Шубина «Земледелие Монголии», А. А. Юнатова «Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики».

Геоботанические исследования Западной Сибири и Монголии принесли Владимиру Исааковичу научное признание, и, когда стал организовываться журнал «Геоботаника», академик В. Н. Сукачев предложил ему войти в состав редколлегии наряду с такими знаменитыми геоботаниками, как Б. А. Келлер, Л. Г. Раменский, В. В. Алехин, А. А. Гроссгейм и др.

В 1932—1933 гг. В. И. Баранов руководит экспедициями по геоботанической съемке в Уральской области и Башкирской АССР.

В 1933 г. В. И. Баранов возвращается в Казань и возглавляет кафедру ботаники Казанского университета, где продолжает обработку материалов из Западной Монголии, постепенно переключаясь на проблемы Казанского региона.

За совокупность работ по изучению растительности востока европейской части СССР, Западной Сибири и Западной Монголии в 1938 г. ему была присуждена ученая степень доктора биологических наук.

В. И. всегда отзывался на нужды производства. В Казани им была выполнена работа по геоботаническому районированию Кировского края и Татарской АССР. В годы Великой Отечественной войны В. И. руководил секцией растительного сырья Научно-технического совета при Госплане Совнаркома Татарской АССР. Уже осенью 1941 г. он принял активное участие в работах по изучению кормовых сапропелей.

Огромное научное и практическое значение имело обследование торфяных болот в карстовых воронках на северо-западе и болотного массива Кулигаш на северо-востоке Татарии. Изучение болотного массива Кулигаш носило ландшафтно-географический характер. Тщательно исследовались растительные сообщества, их гидрологический режим, рельеф, почвы, окружающие массив угодья. Проведено исследование стратиграфии его залежей с применением ботанического и спорово-пыльцевого анализов образцов торфа. Результаты исследований болот представлены в книге «Болота и торфяники Татарии».

В 1951—1952 гг. В. И. Баранов проводит изучение торфяников в зоне затопления строящегося Куйбышевского водохранилища. В результате всестороннего исследования многочисленных, разных по площади и мощности торфяников исчезло опасение их всплытия после затопления.

Растительный покров В. И. называл одеждой ботанико-географического ландшафта. Вся проделанная им работа по изучению растительного покрова свидетельствует о том, что он явился достойным преемником видных ученых Казанской ботанической школы (С. И. Коржинского, Б. А. Келлера, П. А. Крылова, А. Я. Гордягина), в чьих работах приведены исследования целостных географических комплексов и показана связь растительного покрова с почвами.

В Казани широко развернулись и исследования В. И. Баранова в области палеоботаники. Собственные сборы ископаемых флор с последующим их изучением были начаты им еще в 1938 г. С этого времени он проявляет длительный и устойчивый интерес к палеогеновой флоре г. Камышина (Волгоградская область). Одновременно он изучает одновозрастную флору Южного Урала и Мугоджар. Позже им была собрана и обработана уникальная плиоценовая флора Рыбной Слободы на Каме. В 1955 г. В. И. Баранов принимает участие в экспедиционных исследованиях по ископаемой позднемеловой флоре на р. Кемь в Красноярском крае. В это же время он организует сбор и изучение неогеновых и антропогеновых флор в зоне строительства Нижнекамской ГЭС.

---

[1] ЦГА ТССР. Личное дело проф. В. И. Баранова. Фонд № Р-2266, лист 15.

Характерной особенностью научного творчества В. И. Баранова был всесторонний подход к изучению любого объекта. Хорошо понимая, что такой подход особенно необходим в палеоботанике, он использовал все имеющиеся в арсенале палеоботаников методы. Объектами его исследований были листовые отпечатки, пыльца и споры, окаменелая древесина, ископаемые плоды и семена, створки диатомовых водорослей. Благодаря такому подходу многие ископаемые флоры получали двойную, а иногда и тройную документацию. Одновременно со сбором и обработкой ископаемых остатков растений В. И. публикует ряд сводок по верхнемеловым и третичным флорам СССР. Опубликование подобных сводок было необходимым из-за распыленности материала в отдельных статьях, трудно доступных для исследователей, и тем более что ряд статей стал библиографической редкостью. Делая обзор отдельных ископаемых флор, он приводил изображения ископаемых остатков растений. Основные разделы третичного периода (палеоцен, эоцен, олигоцен, миоцен и плиоцен) иллюстрированы оригинальными реконструкциями древних ландшафтов.

С 1948 по 1956 г. в «Ученых записках Казанского университета» (в 4 выпусках) выходит крупная работа В. И. Баранова «Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде». Причем в каждом из последующих выпусков приводился обзор и тех исследований, которые были проведены им самим и другими учеными со времени подготовки предыдущего выпуска. Все описания ископаемых флор прекрасно иллюстрированы: приведены рисунки, фотографии и палеогеографические карты. Большую ценность представляют приведенные ареалы некоторых реликтовых видов и их изображения.

К проблеме исторического изучения флоры тесно примыкает вопрос о реликтах и реликтовых флорах. Работая в черневой тайге, В. И. столкнулся здесь с реликтовыми видами. В обширном разделе своей монографии, посвященной этому вопросу, В. И. останавливается на теоретическом аспекте понятий реликта и реликтовых флор. Теоретические представления он сопровождает подробным анализом третичных реликтов и реликтовых флор из различных районов нашей страны. Академик А. Н. Криштофович дал высокую оценку монографии В. И. Баранова: «Надо приветствовать инициативу В. И. Баранова, взявшего на себя нелегкий труд не только суммировать, но и систематизировать по возрасту и географически все работы по третичной флоре нашей страны почти за сто лет... Автор дал исчерпывающую библиографию по третичной флоре и с величайшей тщательностью проработал все сколько-нибудь оригинальные работы, содержащие фактический материал... В сводке В. И. Баранова даны решительно все изображения представителей третичной флоры, которые когда-либо приводились в нашей литературе».[2]

Владимир Исаакович Баранов был ученым-ботаником широкого профиля, прекрасным человеком и педагогом, интереснейшим собеседником, увлеченным путешественником, художником и поэтом. Он был отзывчивым и с большим вниманием относился к людям: к нему шли за советами и консультациями, он вел обширную переписку с коллегами.

Большое значение в педагогической и научной работе В. И. придавал наглядности. В совершенстве владея навыками графики и живописи, он создал большую коллекцию этюдов, картин и демонстрационных таблиц к лекционным курсам. Достоянием кафедры стал выполненный им комплект демонстрационных таблиц по систематике высших растений. В них отображены не только морфологические, но и анатомические и экологические особенности растений, их современные ареалы и распространение в прошлом.

---

[2] А. Н. Криштофович. В. И. Баранов. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде // Уч. зап. Каз. гос. ун-та. Т. 110. Кн. 6. Казань, 1950. 237 с.; Рецензия // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 544—545.

Чрезвычайно много было иллюстраций для ведения курса ботанической географии. Для написания картин В. И. использовал акварельные этюды и фотоснимки, сделанные им во время экспедиций в Сибири, Казахстане, Средней Азии, Крыму, Монголии. Итогом всей его работы по изучению различных ландшафтов нашей страны стала рукопись «В поисках иллюстраций для курса ботанической географии».

Преподавал он артистично. За свою более чем полувековую педагогическую деятельность Владимир Исаакович читал студентам — биологам, географам, геологам — множество лекционных курсов, всегда используя новейшие научные данные, воспоминания о своих многочисленных поездках.

Выпускники биологического факультета Казанского университета разных лет обучения отмечали, что яркие лекции профессора В. И. Баранова, общение с ним остались в памяти на всю жизнь. Читая лекции, он призывал к изучению флоры новых, неизученных районов страны, в которых организовывал для студентов производственную практику. Владимира Исааковича всегда окружала молодежь. В свободное от работы время он любил побродить со студентами по окрестностям Казани.

Совместно с профессором Н. А. Ливановым им было много сделано для заповедания территории Раифы — уникального уголка южной тайги, впоследствии преобразованного в одну из частей Волжско-Камского заповедника.

В. И. был большим патриотом родного Казанского университета, учиться и работать в котором считал за счастье, и свою беззаветную любовь к нему выразил в большом стихотворении, посвященном 150-летию со дня его основания, отразив всю историю одного из старейших вузов страны.

В. И. оставил после себя многочисленные статьи и монографии, большое количество оригинальных таблиц и картин, крупную палеоботаническую коллекцию, стихи.

В 1989 г. в издательстве Казанского университета опубликована книга «Владимир Исаакович Баранов», включающая в себя полную библиографию его работ, опубликованных и рукописных, и выполненных им иллюстраций к курсу ботанической географии. На 100-летний юбилей ученого в Казанском университете собрались его многочисленные коллеги и ученики. С большой любовью и теплотой вспоминали они Владимира Исааковича, оставившего заметный след в российской ботанике и добрую память о себе в сердцах людей.

ЛИТЕРАТУРА О В. И. БАРАНОВЕ

Ступишин А. В., Сафарова С. А., Беляева М. И., Фазлуллин Г. Б. и др. Владимир Исаакович Баранов // Изв. ВГО. 1968. № 1. С. 78—79.

Арискина Н. П., Афанасьева Н. Г., Николаева К. В. Памяти Владимира Исааковича Баранова (22.11.1889—03.08.1967) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 4. С. 638—644.

Николаева К. В., Арискина Н. П., Афанасьева Н. Г., Шаландина В. Т., Закирова Н. Ф. Владимир Исаакович Баранов. Казань: Изд-во КГУ, 1989. 76 с.

Е. Л. Любарский, К. В. Николаева, В. Т. Шаландина

Казанский
государственный университет

Получено 29 VI 1991

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 582.4/9—15

© 1992

В. В. Кричфалуший, В. И. Комендар. Биоэкология редких видов растений (на примере эфемероидов Карпат). — Львов: Свит, 1990. 160 с.

Yu. A. ZLOBIN. *V. V. KRICHFALUSHY, V. I. KJMENDAR.* BIOECOLOGY OF RARE PLANT SPECIES (AS EXAMPLIFIED BY EPHEMEROIDS OF THE CARPATHIANS). 1990

Деградация растительного покрова и сопряженное с ней снижение видового разнообразия стали характерной чертой экосистем во второй половине XX в. С каждым годом Красные книги всех стран мира сообщают, что в число редких, исчезающих, находящихся под угрозой исчезновения попадает все большее число видов растений. Такая чисто регистрационная работа во многих случаях становится стержневой. Поэтому публикация монографии В. В. Кричфалушия и В. И. Комендара, в которой ставится задача на примере луковичных и клубнелуковичных эфемероидов Карпат детально изучить причины и механизмы, определяющие жизнедеятельность и уязвимость этих растений, несомненно вызовет интерес широкого круга специалистов.

Авторы считают, что исчезновение ряда видов цветковых растений связано с двумя основными причинами — прямое истребление растений и разрушение местообитаний. Исходя из этого, они справедливо подчеркивают, что необходим «переход от пассивной охраны к управляемому развитию все большего числа редких и исчезающих видов» (с. 7). Разумеется, такая платформа требует глубоких знаний биологии и экологии видов растений, находящихся под угрозой исчезновения. Рецензируемая монография представляет собой прекрасный образец комплексного изучения одной из важных для Карпат групп редких растений.

В книге 8 глав, интересные приложения, заключение продублировано на английском языке.

В главе 1-й рассматриваются общие проблемы охраны редких растений; выдвинуто положение о том, что в основе охраны видов растений должна находиться концепция о популяционно-видовом уровне охраны. Для ее реализации разработана и приведена программа комплексного биоэкологического исследования, основанного на синтетическом популяционном подходе. В рецензируемой книге в качестве основных объектов выступают *Narcissus angustifolius, Leucojum aestivum* и *Ornithogalum umbellatum*. Первый из этих видов изучен наиболее всесторонне, информация о двух других носит, скорее, сопоставительный характер. Одинаковой глубины проработки биологии и экологии всех 3 видов растений авторы не достигли.

В главе 2-й охарактеризованы местоположения изучаемых популяций эфемероидов и методы, принятые при проведении исследования. Их арсенал очень широк и включает в себя представительный набор приемов анализа от генетических и эмбриологических до синтаксономических. Это делает содержание монографии уникальным, и она представляет собой случай, когда комплексность исследования не просто провозглашается, а последовательно реализуется. Для выполнения работ, в которых авторы не являются узкими специалистами, привлекались авторитетные консультанты (Л. И. Свешникова, В. Д. Савицкий, М. И. Довганич и др.). Монографию выгодно отличают обширные количественные данные о состоянии особей и популяций эфемероидов.

Глава 3-я содержит материалы о географическом распространении 3 изучаемых видов. Установлено, что нарцисс узколистный представлен в регионе двумя группами популяций — равнинными и высокогорными. Авторы подробно рассматривают синтаксономическую приуроченность популяций нарцисса и приводят полную классификационную схему сообществ с нарциссом узколистным. Показано, что это вид с достаточно широкой экологической амплитудой. Здесь же приведены краткие данные о синтаксономических связях белоцветника летнего и птицемлечника зонтичного. К сожалению, читатель не находит сведений о степени антропогенных изменений растительных сообществ, включающих в себя изучаемые эфемероиды. Это, безусловно, приблизило бы авторов и читателей к пониманию механизмов ухудшения качества ряда популяций эфемероидов.

В главе 4-й дано описание биоморфологических особенностей нарцисса узколистного с подробным анализом его малого жизненного цикла, охватывающего обычно 4 года. В высокогорьях период вегетации этого растения сокращается, а фенофазы смещаются на более поздние календарные сроки. Малые жизненные циклы белоцветника и птицемлечника почти не отличаются от нарцисса узколистного.

В специальном разделе этой главы детально охарактеризованы возрастные состояния особей нарцисса. Их выделено четыре. Обнаружено, что в высокогорье у нарцисса не встречаются мощные генеративные особи, а онтогенез проходит по сокращенной программе. Общая продолжительность большого жизненного цикла нарцисса узколистного определена в 10—18 лет, белоцветника летнего — в 20 лет. Для птицемлечника зонтичного оказалось характерным отсутствие в популяциях сенильных особей.

Популяционный анализ эфемероидов авторы провели с опорой на возрастные и виталитетные спектры. Было изучено 15 популяций нарцисса. Их возрастные спектры оказались нормальными или регрессивными. У популяций высокогорий все возрастные спектры были нормальными. В предгорном поясе у нарцисса выявлено несовпадение экологического и фитоценотического оптимумов; совпадение оптимумов имеет место только на крупнозлаковых лугах высокогорного пояса.

Проведенный авторами виталитетный анализ позволил установить, что при экологическом угнетении снижается морфогенетическая целостность особей нарцисса. Аналогичное явление обнаружено и у птицемлечника. Тем не менее к рекреационным нагрузкам изучаемые эфемероиды были достаточно устойчивы — для виталитетных спектров популяций в этом случае был характерен лишь незначительный сдвиг. Надо думать, что главной причиной выпадения популяций эфемероидов из растительного покрова является общая антропогенная деградация природных экосистем Закарпатья.

В главе 5-й детально рассмотрена репродуктивная биология изучаемых эфемероидов. У нарцисса узколистного авторы обнаружили 3 способа вегетативного размножения и способность формировать клоны. Энергия вегетативного размножения у этого растения была особенно высокой в высокогорном поясе. Установлено, что устойчивость птицемлечника в значительной степени связана с большой ценотической замкнутостью его клонов.

Интересные материалы содержат разделы 5-й главы, посвященные цветению и опылению. Результативность генеративного размножения была оценена методами эмбриологического контроля. У нарцисса обнаружен протандрический механизм предотвращения самоопыления. Приведены новые интересные данные по эмбриологии птицемлечника.

Семенная продуктивность эфемероидов изучалась в течение ряда лет по обширной программе. Установлено, что у нарцисса уровень семенной продуктивности изменяется от удовлетворительного на низменностях до низкого в высокогорьях. Выявлены главные факторы, влияющие на семенную продуктивность эфемероидов. Авторы детально изучили всхожесть и прорастание семян нарцисса, включая их зависимость от аллелопатических влияний соседних растений.

Глава 6-я содержит материал о внутривидовой изменчивости изучаемых растений. Первоначально были выявлены уровни изменчивости морфометрических признаков эфемероидов. Оказалось, что во всех популяциях наименее стабильным признаком была фитомасса луковиц. В целом популяции, обитающие в пределах одного высотного пояса, оказались более сходными между собой, чем с популяциями из других районов. Для нарцисса убедительно подтверждена самобытность двух групп популяций — равнинных и высокогорных. Не ограничиваясь количественными морфологическими признаками авторы убедительно подтвердили этот вывод материалами по анатомической и кариотипической изменчивости эфемероидов. Кариологическое исследование показало, что равнинные и высокогорные популяции нарцисса узколистного являются самостоятельными расами.

Глава 7-я посвящена анализу систематического положения и внутривидовой структуре нарцисса, птицемлечника и белоцветника. Детально описано формовое разнообразие этих видов. Авторы высказывают мнение, что нарцисс в Закарпатье представлен двумя географическими экотипами, в пределах которых в свою очередь существуют эдафические и ценотические экотипы. Заключают эту главу данные по происхождению и эволюции изучаемых видов растений.

В последней главе рецензируемой книги анализируются вопросы охраны, поддержания и пользования популяциями эфемероидов в Закарпатье. Конечно, читатель не находит ответа на вопрос, почему именно изучаемые виды оказались уязвимыми по отношению к антропогенным нагрузкам, тогда как другие компоненты растительных сообществ Закарпатья достаточно устойчивы к ним. Но такая задача, видимо, и не ставилась. Авторы показывают, что сокращение распространения эфемероидов вызвано комплексом причин. Это и прямое уничтожение самих растений, и изменения качества почвы под влиянием известкования и мелиорации, и просто уничтожение сообществ, в которых произрастают эфемероиды. Глубокий анализ взаимосвязей эфемероидов со средой обитания, проведенный В. В. Кричфалушием и В. И. Комендаром, привел авторов к разработке комплексной системы охраны этих растений на основе экологических и организационных мероприятий.

В заключении к монографии приведена краткая программа изучения видов природной флоры, нуждающихся в охране.

Ю. А. Злобин

Сумский
сельскохозяйственный институт

Получено 15 III 1991

ХРОНИКА

УДК 58 : 061.3 (470.23)

© 1992

ПЕРВАЯ ВСЕСОЮЗНАЯ МОЛОДЕЖНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ БОТАНИКОВ «ПРОБЛЕМЫ ФЛОРИСТИКИ И СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ КАВКАЗА»

S. M. CZITANAVA, K. G. TKACHENKO, Yu. R. ROSKOV. THE FIRST ALL-UNION YOUNG BOTANIST CONFERENCE «PROBLEMS OF FLORISTICS AND SYSTEMATICS OF CAUCASIAN PLANTS»

1—5 апреля 1991 г. на базе Сухумского ботанического сада АН ГССР состоялась Первая всесоюзная молодежная конференция ботаников «Проблемы флористики и систематики растений Кавказа». Она открыла серию совместных молодежных конференций, координируемых Советом молодых ученых и специалистов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Цель конференции — интеграция работ молодых ученых, повышение их квалификации, обмен опытом и результатами работы, публикация и пропаганда научных достижений.

В Сухуми собрались представители 15 ботанических учреждений и кафедр ботаники высших учебных заведений 10 городов страны. Перед собравшимися с обзорными докладами выступили ведущие специалисты в области систематики, флористики, геоботаники и интродукции растений Сухумского ботанического сада: А. А. Колаковский («Принципы флористического районирования Северного полушария)», З. И. Адзинба («Абхазия — один из очагов эндемизма Средиземногорной области»), С. М. Бебия, Т. А. Гуланян («Влияние снега на интродуцированную дендрофлору Абхазии)» и С. М. Бебия («История, география и экология пихтовых лесов Кавказа)».

В рамках тематики конференции было заслушано 17 докладов.

Сообщение М. В. Агабабян (Институт ботаники АН Армении, Ереван) было посвящено анализу морфологических признаков типовой секции рода *Centaurea* L. В результате подробного изучения макро- и микроморфологических признаков уточнены видовой состав и система секции, выделен ряд новых признаков, не использовавшихся ранее в ее систематике.

А. С. Агрба (Абхазский гос. университет, Сухуми) доложила результаты анализа рудеральной флоры г. Сухуми, которая насчитывает 202 вида сосудистых растений. Рудеральная флора города с преобладанием в ней средиземноморских видов носит более южный характер по сравнению с коренной колхидской флорой Абхазии. Выделено 6 ассоциаций рудеральной растительности г. Сухуми.

Доклад Л. В. Гинды (Гос. университет, Львов) был посвящен изучению влияния полиплоидии на процессы видообразования и распространения видов рода *Galium* L.

В докладе Г. Л. Гусаровой (Гос. университет, Ленинград) были приведены оригинальные предварительные результаты сравнительного анализа изменчивости морфологических признаков в горных популяциях очанок Хибин и Кавказа.

А. П. Долматова (БИН, Ленинград) остановилась на обзоре систем рода *Geranium* L., а также изложила результаты исследования поверхности створок плодов и семян 9 однолетних видов растений флоры Кавказа.

В докладе В. И. Дорофеева (БИН, Ленинград) отмечались высокая степень видового разнообразия рода *Erysimum* L. во флоре Кавказа и большой процент его эндемизма. Были охарактеризованы основные пути морфологической эволюции рода.

Доклад А. А. Кагало (Львовское отделение Института ботаники АН УССР) был посвящен научно-методологическим проблемам мониторинга фитобиоты на примере фитосистем Волыно-Подолии.

Н. В. Костылева (Гл. ботанический сад, Москва) посвятила свое выступление вопросам систематики, биологии и результатам интродукции в условиях г. Москвы кавказского вида *Campanula odontosepala* Boiss.

Н. А. Медведева (БИН, Ленинград) охарактеризовала процессы и направления эволюции цветка в роде *Atriplex* L. на примере его кавказских представителей.

В. В. Новосад (Институт ботаники АН УССР, Киев) доложил о результатах анализа флоры Таманского п-ова, состоящей из 20 видов эндемического и субэндемического ядра и насчитывающей в общей сложности 975 видов сосудистых растений. Данная флора подразделяется на 10 экоценофитонов. Общий генезис флорокомплексов находится в тесной связи с флорами Горного Крыма, Керченского п-ова и Новороссийского района Кавказа.

В докладе М. Э. Оганесян (Институт ботаники АН Армении, Ереван) сообщалось, что на Кавказе произрастает 5 видов рода *Asyneuma* Griseb. et Schrenk; автор привел также конспект этого рода для флоры Кавказа.

Ю. Р. Росков (БИН, Ленинград) привел список клеверов флоры Кавказа, насчитывающий 63 вида, относящихся к 4 самостоятельным родам. Им обоснована целесообразность употребления категории вида-агрегата в таксономической структуре семейства бобовых.

Е. Н. Смоляр (Пединститут, Полтава) изложила результаты анализа видового состава лихенофлоры Батумского ботанического сада.

Н. Н. Сычак (Гос. университет, Львов) на основании изучения представителей рода *Alchemilla* L. на северо-западном Подолье сделала вывод о существенном значении данных хорологии агамных видов в построении флорогенетических реконструкций. В частности, она предложила использовать род *Alchemilla* в качестве высокоинформативной флорогенетической модели.

С. Х. Торосян (Институт ботаники АН Армении, Ереван) подробно охарактеризовала видовой состав рода *Gypsophila* L. в Южном Закавказье.

С. И. Чубаров (БИН, Ленинград) посвятил свое выступление оценке значения морфологических признаков в совокупности с анатомическим строением плодов *Potamogeton crispus* L. в систематике этого вида.

Кроме того, на конференции были представлены доклады и по другим разделам ботаники, выходящие за рамки основной тематики: А. И. Капелян (БИН, Ленинград) — «Итоги интродукции кавказских видов рода *Rosa* L. в условиях Ленинграда»; З. С. Кванталиани (Сухумский ботанический сад) — «Некоторые возможности восстановления всхожести семян падуба широколистного после гамма-поражения»; А. Ф. Кольцов (Ставропольский ботанический сад) — «Характеристика фитоценоза с березой Радде и особенности размножения этого вида»; Л. Г. Красников, О. Б. Проскурина, М. В. Гусева (БИН, Ленинград) — «Условия высотной стратификации как модель для изучения пластичности систем репродукции цветковых (на примере популяций *Iris ruthenica, Hippophaë rhamnoides*)»; В. Д. Лейба, Б. В. Млакосевич (Абхазская НИЛОС НИИГорЛес, Очамчира) — «Интродукция таксодиевых в АбНИЛОС»; М. В. Хишба (Сухумский ботанический сад) — «Морские выбросы растительных остатков как потенциальная фация захоронения».

Помимо пленарных заседаний в программу конференции входили экскурсии по Сухумскому ботаническому саду и Дендропарку, а также флористические выезды в ущелье Бзыби—Юпшары и в Пицундо-Мюссерский заповедник.

Необходимо отметить высокий уровень организации и проведения конференции, который был достигнут благодаря активной помощи дирекции и коллектива сотрудников Сухумского ботанического сада.

В резолюции, принятой на заключительном заседании, отмечены удачно найденная форма проведения конференций, сочетающая в себе сообщения участников, доклады ведущих специалистов, ознакомительные флористические экскурсии, и необходимость продолжения начатой серии молодежных конференций ботаников. Вторую всесоюзную конференцию намечено провести во Львове в августе 1992 г.

По итогам работы Первой всесоюзной молодежной конференции ботаников опубликован сборник тезисов докладов, в который вошли работы 57 авторов («Проблемы флористики и систематики растений Кавказа.» Тез. докл. науч. конф. Сухуми, 1991. 57 с.).

С. М. Читанава, К. Г. Ткаченко, Ю. Р. Росков

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург
Сухумский ботанический сад АН СССР

Получено 11 VII 1991

УДК 581.4

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 3

VI ВСЕСОЮЗНАЯ ШКОЛА ПО ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ (КАЛУГА, 1990)

T.V. KUZNETSOVA, T. D. VISHENSKAYA. THE VI-TH ALL-UNION SCHOOL ON THEORETICAL PLANT MORPHOLOGY (KALUGA, 1990)

В работе VI Школы по теоретической морфологии растений, проходившей с 15 по 18 мая 1990 г. в Калуге на базе Калужского государственного педагогического института им. К. Э. Циолковского (КГПИ), приняли участие свыше 70 человек. Большинство участников представляли Москву и Ленинград (НИИ и вузы), а также Алма-Ату, Махачкалу, Минск, Новосибирск, Петрозаводск (академические институты республик и филиалы АН СССР, ботанические сады). Из всех участников Школы 35 человек (преподаватели, сотрудники, аспиранты) представляли педвузы и университеты, 3 участника — Тимирязевскую сельскохозяйственную академию и ее Калужский филиал.

Основная тематика Школы — «Корень и корневые системы: структурно-функциональный, онтогенетический и эволюционный аспекты» — связана с традиционными направлениями исследований КГПИ, проводимых под руководством проф. Н. С. Воронина.

На утренних заседаниях слушались лекции и доклады, посвященные изучению структуры корней; на вечерних — обсуждались проблемы морфологии растений и общей морфологии. В частности, в центре внимания было одно из новейших направлений общей морфологии, связанное с изучением так называемых модульных организмов. Это понятие применимо к растениям и некоторым животным.

Н. С. Воронин открыл первое заседание Школы лекцией на тему «Главные направления структурной и функциональной эволюции корня и корневых систем». Эволюция корневых систем рассматривается им как самостоятельная проблема, которую нельзя решить суммированием эволюционных рядов для отдельных тканей абстрактного корня, изучаемого вне корневой системы. Решающее звено этой проблемы — выбор критериев, определяющих морфологический уровень корневых систем. Такими критериями могут служить 2 взаимосвязанных показателя: 1) дифференциация корней в корневых системах (КС), 2) энергия и механизмы обновления в КС.

Дифференциация корней в КС проявляется в разных формах. Наибольшее значение имеет дифференциация на главный, боковые и придаточные корни. Анализ этих понятий показывает, что из очень неоднородной группы «придаточных» корней должны быть выделены в особую группу корни, возникающие в апикальных меристемах побегов высших споровых. Предполагается, что они являются самой архаичной группой корней и сохранили наибольшее сходство с первичными корнями, которые входили в состав единой системы ветвления надземных и подземных осей. Корни, входящие в эту группу, предлагается называть апицигенными.

Основываясь на последовательности возникновения КС в процессе эволюции и принадлежности к крупным систематическим группам, можно наметить 3 эволюционных уровня КС. Переход КС на новый, более высокий уровень явился важным эволюционным достижением (ароморфоз) и способствовал биологическому прогрессу.

I. КС высших споровых представлены исключительно системами апицигенных корней, последовательно сменяющими друг друга, что и является основным механизмом обновления в корневых системах. Придаточные (в узком смысле) корни отсутствуют. Ветвление верхушечное или боковое, причем не исключено, что оба типа ветвления возникли независимо друг от друга. Нет метаморфозов и корней с узкой специализацией.

II. КС голосеменных отличаются наличием главного корня, что можно связать с появлением семени и биполярного зародыша с зародышевым корешком. Логически следует допустить, что в возникшей системе главного корня в механизм обновления включились не только боковые корни подчиненных порядков, но и ризогенные придаточные корни, т. е. придаточные корни на корнях. Придаточные корни на побегах у голосеменных не получили заметного развития, и это согласуется с однообразием жизненных форм (деревья и кустарники). Специализированные и метаморфизированные корни единичны.

III. КС покрытосеменных характеризуются сильным развитием придаточных корней, как ризогенных, так и (особенно) кладогенных. Они возникают из различных меристем и дают структурную основу для образования разнообразных жизненных форм, а также метаморфозов и корней с узкой специализацией. Механизмы обновления чрезвычайно разнообразны и эффективны.

Изложенная концепция позволяет обнаружить ряд пробелов в наших знаниях корневых систем и поставить перед морфологами и анатомами конкретные задачи.

В докладе **Р. А. Романовой** (подготовленном в соавторстве с Н. В. Ворониным) (КГПИ) «Возникновение апикальных меристем корня и направление эволюции корня у архегониат» предложены 2 условия проведения такого рода исследований: 1) рассмотрение апикальных меристем (АМ) всех основных групп высших растений, в особенности высших споровых, 2) рассмотрение проблем происхождения АМ корня в связи со становлением его как органа почвенного питания.

Из предположения, что корень ведет свое происхождение от плагиотропного телома и, следовательно, первичные корни вместе с надземными осями составляют единую систему ветвления, следует вывод: АМ корня и АМ побега произошли от одной и той же структуры — от АМ телома, но их эволюция пошла в разных направлениях. В корне возникли чехлик (в результате наследственно закрепленной регенерации поверхностных клеток) и ризодерма. Вероятно, наибольшее сходство с исходной структурой, давшей начало АМ корня и АМ побега, имеют апексы побегов некоторых современных ликопсид (плаунов), что связано с микрофилией и дитохомией. Предлагаемая гипотетическая модель первичного корня позволяет достаточно естественно вывести из нее типы АМ корней всех ныне живущих таксонов высших растений. Выявлены 2 направления эволюции от этой исходной модели: 1) к АМ с одной верхушечной клеткой (как у хвощей или лептоспорангиатных папоротников), 2) к АМ с несколькими инициальными клетками. Оба направления осуществлялись независимо в разных таксонах высших растений.

При возникновении единственной верхушечной клетки скорость роста корня в длину неизбежно ограничивается частотой митозов в верхушечной клетке; кроме того, строго упорядоченным становится гистогенез, в основе которого лежат преобразования сегментов, отрезаемых при делении верхушечной клетки, и возникают короткие клеточные комплексы.

Второе направление эволюции АМ можно связать с возникновением семени. Одно из• биологических преимуществ семенного размножения заключается в способности главного корня быстро развиваться, которая базируется на важной особенности апикального роста корня семенных растений — формировании непрерывных клеточных рядов как в направлении чехлика, так и в направлении периблемы и плеромы. Наличие таких клеточных рядов, берущих начало от инициальных клеток, имеет 2 важных следствия: 1) частота митозов в клеточных рядах может распределяться по-разному и быстрота апикального роста корня более не лимитируется частотой митозов в инициальных клетках; 2) возникает структурная основа для образования покоящегося центра.

В докладе Н. В. Воронкиной (КГПИ) освещены этапы структурного совершенствования апикальных меристем корня в эволюции семенных растений. Автор отмечает, что отличительными чертами апексов корней голосеменных растений являются генетическое единство периферической области чехлика с периблемой и связь их с зоной инициальных клеток; отсутствие специализированной покровной ткани корня и ее инициалей; выполнение функции ризодермы (у всех голосеменных) периферическим слоем коры; общая инициальная зона для всех гистогенов корня у большинства голосеменных. У оболочкосеменных инициали плеромы независимы.

В апексе корня покрытосеменных растений отмечены 10 типов гистогенеза. Наиболее близок к голосеменным неупорядоченный тип (*Polyalthia longifolia, Liriodendron tulipifera, Nelumbo nucifera*) с общей для всех гистогенов зоной инициалей, отсутствием дерматогена как генетически непрерывного слоя и не выраженной отчетливо границей между периблемой и чехликом.

Следующий шаг (для покрытосеменных) — появление дерматогена, причем двумя путями.

Первый путь связан с появлением дермокалиптрогена, производящего чехлик и ризодерму, и характерен для двудольных растений (климакоризные корни). Известны 3 варианта его строения: с общими инициалями для всех гистогенов (*Annona cherimolia*), с независимыми инициалями плеромы (*Fagus sylvatica*) и с независимыми инициалями плеромы, периблемы и дермокалиптрогена (*Brassica nigra*).

Второй путь связан с обособлением инициалей чехлика, с раздельным заложением калиптрогена и дерматогена. Он характерен для однодольных (лиоризные корни). Здесь отмечены 6 типов гистогенеза. Корневые апексы могут иметь общую зону инициальных клеток и дерматоген, клетки которого делятся антиклинально (*Elodea canadensis*); обособленные инициали плеромы (*Pandanus gracilis*); обособленные инициали всех гистогенов корня — плеромы, периблемы, дерматогена и калиптрогена (*Sagittaria, Lazia, Potamogeton*); 3 инициальные зоны (*Nuphar luteum*) (взаимный переход между двумя последними типами осуществляется легко); инициали всех гистогенов, расположенные в одной горизонтальной плоскости (эта уникальная структура с развитием мощной поперечной меристемы сложилась у нимфейных), при этом чехлик ограничен в росте и его внешний слой сохраняется как специализированная эпидерма чехлика; вариант, когда чехлик не развивается вообще и его функции выполняет кармашек, возникающий в эндодерме материнского корня (плавающие растения: *Pistia, Trianea, Hydrocharis, Lemna*).

Оригинальный подход к проблеме морфологии корневых систем продемонстрировала Л. Е. Гатцук (Московский государственный педагогический университет, МГПУ) в докладе «О чертах сходства побегов и корней и их систем» на основе анализа фундаментальных свойств структурной организации растений (рост как условие жизни, размножение очагов роста — апикальных меристем, пластичность формообразования и др.). Автор выявила и сформулировала основные аспекты сходства в чертах строения побегов и корней, а также побеговых и корневых систем. Это сходство, по мнению докладчика, является одной из основ организации большинства высших растений. Сходные черты отдельных побегов и корней обусловлены общностью типа организации каждого из них (осевое строение, полярность, способ роста, способы умножения числа побегов и корней, способность возникать на альтернативном органе, время покоя зачатков); совпадением некоторых функций; единством организма и общностью механизмов, управляющих взаимодействием побегов и корней; совпадением некоторых модусов эволюционного развития побега и корня. Среди сходных черт побеговых и корневых систем названы внешнее строение; варианты онтогенетического развития их систем (например, система главного корня — система главного побега); строение побеговых и корневых систем у одного вида или сорта по характеру роста, обновления, ветвления; корреляция хода развития новообразований в той и другой системах у одного организма. Перечисленные черты сходства отчасти основаны на ограниченности числа возможных вариантов признаков побегов и корней и их систем.

Более частному вопросу было посвящено выступление М. Р. Телеповой (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, БИН) «Особенности строения воздушных корней у эпифитных орхидей». В нем освещались результаты исследования крайне специализированных органов. Зеленые воздушные корни на ортотропных побегах эпифитных орхидей (например, у ванили) характеризуются отсутствием бокового ветвления. Очень быстро (примерно после 20 клеточных делений) происходит торможение верхушечного роста, и дальнейшее нарастание корня идет симподиально. По своему анатомическому строению все ткани воздушного корня (эпидерма, кора и стела) очень отличаются от строения тех же тканей в подземных корнях. Покровная ткань воздушного корня состоит из плотно сомкнутых мертвых клеток с утолщенными клеточными оболочками, называется она веламеном («покрывало»). Клетки чехлика не имеют геотропически чувствительных пластид — статолитов, и воздушные корни обладают выраженной тигмотропической реакцией. В клетках коры имеются развитые хлоропласты. Стела в воздушных корнях очень слабо развита по сравнению с коровой паренхимой, механических тканей в ней практически нет. Однако столь сильный метаморфоз воздушного корня не затронул его апекса: он является наиболее устойчивой структурой органа и менее всего реагирует на разнообразные климатические и экологические условия.

При сравнении хлоренхимы воздушных корней и листьев (тех же побегов) обнаружены различия в строении хлоропластов на электронно-микроскопическом уровне: по числу тилакоидов в гранах, протяженности гранального стекинга, по составу и размерам включений. В хлоропластах листа граны состоят из 10—30 тилакоидов, а в хлоропластах воздушного корня — из 2—3. Статистическая обработка электронограмм (на ЭВМ) позволила сделать вывод, что парциальный объем, занимаемый гранами, одинаков в листе и в корне, несмотря на отмеченные различия в строении хлоропластов.

В ряде выступлений с разных сторон обсуждалась проблема морфологии модульных организмов. Доклад зоолога Н. Н. Марфенина (Московский государственный университет, МГУ) назывался «Что привлекательного в идее модулярности?» и касался как истории появления терминов «модульная структура», «модульный рост», «модулярность» в 70-х годах, так и значения модульного подхода для поиска более общих закономерностей строения, экологии и эволюции организма. Модульная организация отличается от унитарной тем, что все основные части (или органы) организма полимеризованы, т. е. представлены в нем неоднократно. Метамерная организация (в зоологическом представлении) отличается от модульной тем, что не все части тела полимеризованы; некоторые, например головной и хвостовой сегменты у аннелид, представлены в единственном числе. Попытки гомологизировать модуль с особью или ее частью в корне ошибочны: исследования автора на материале колониальных животных показали, что представление о зооиде как об особи бесперспективно, тем более подобные попытки ошибочны в ботанике. Образование модулей у растений (как справедливо было отмечено позднее участниками «круглого стола») не связано прямо с вегетативным размножением.

Модульная организация, как правило, свойственна лишь прикрепленным организмам и дает им некоторые экологические и эволюционные преимущества перед унитарными организмами при определенных условиях. Полимеризация всех органов существенно повышает устойчивость организма к повреждающим воздействиям. Общая форма модульного организма намного пластичнее формы отдельных модулей. Благодаря этому происходит упорядочение расположения частей организма в пространстве, что у растений способствует более эффективному перехвату света, а у животных — пищи из потока воды. Окружающая среда для прикрепленных организмов в значительной степени анизотропна, но благодаря пластичности общей формы модульных организмов они способны легко приспособиться к эффективному существованию в асимметричных условиях, удачно врастая в занимаемое ими пространство. Существование разветвленных организмов во многом определяется развитием опорной системы и низкой централизацией выполняемых жизненных функций, что ограничивает процесс эволюции модульных организмов. Зато благодаря полимеризованной структуре в модульных организмах легче сохраняются и накапливаются мутации. Многократное образование одной и той же структуры позволяет модульным организмам быстрее осваивать благоприятные условия в течение одной генерации, стабилизируя таким образом экосистему в целом. Особую роль модульные организмы играют в средообразовании, т. е. они благодаря своему существованию изменяют параметры среды обитания. Указанные, а также другие особенности модульной организации позволяют наряду с таксономической предложить также морфофункциональную классификацию организмов, определив в последней 2 наиболее общие группы — группы унитарных и модульных организмов. Идея модулярности привлекательна своей интегративностью, она помогает преодолевать разобщенность ботаники и зоологии.

В докладе В. Л. Бологовой (МГПУ) и Л. М. Шафрановой (Московский государственный заочный педагогический институт) «Метамерность как одна из морфологических основ организации растений» была дана краткая история возникновения идеи метамерности в морфологии растений. Показано соотношение терминов «метамер» и «модуль». Метамерами предлагается считать участки тела растения: 1) выделенные на макроморфологическом уровне, 2) возникшие каждый в результате одного цикла формообразования, 3) повторяющиеся во времени и пространстве, 4) образующие непрерывную систему, линейную и разветвленную. При этом у растений за повторяемостью строения тела стоит повторяемость роста и формообразования. Предложен комплексный метод изучения макроморфологической структуры растения, разработанный на примере ежи сборной *Dactylis glomerata* L. и включающий в себя структурный и демографический анализы растений как системы модулей. Выделены функциональные единицы: элементарная модульная единица «корнепобег», обладающая основными свойствами целого растения, и единица развития «комплекс замещения». На основании анализа взаимосвязи между ними сделана попытка показать механизм функционирования и преобразования системы модулей растения как единого целого.

В выступлении **Н. И. Шориной** (МГПУ) «Особенности метамерии спорофитов у папоротников» показано, что метамерия, как и у семенных растений, иерархична. Выделены по крайней мере 5 ее уровней; 1-й уровень (метамер s. str.) представлен у папоротников 2 вариантами: 1) филлоризой, т. е. вайей с корнем (или корнями) (у филлогенно ветвящихся папоротников); 2) узлами и междоузлиями корневища с вайей и корнями (у акрогенно ветвящихся папоротников). Универсальными метамерами для всех папоротников являются моноподиальные корневища и их системы. Аналогами метамеров семенных более высокого уровня — парциальных и замещающих кустов — у папоротников являются розетки вай (филлогенно ветвящиеся виды) и одиночные вайи (акрогенно ветвящиеся).

Совместно ботаниками и зоологами было продолжено за «круглым столом» обсуждение наиболее остро встающих проблем модульной организации: а) понятие особи; б) проблемы уровня индивидуальности, в частности, у колониальных организмов; в) эволюционное становление модульной организации, в частности его связь с вегетативным размножением. Такие встречи решено было продолжить в форме постоянно действующего семинара по морфологии модульных организмов, который будет проходить в Москве на базе МГПУ и МГУ.

Некоторые доклады были посвящены более общим проблемам морфологии. Так, **Ю. В. Мамкаев** (Зоологический институт АН СССР) в докладе «Конструктивно-морфологический подход в биологии и его методологическое значение» высказывает мнение, что дать (конструктивно-морфологическое) объяснение строения организма или органа — это показать, как он сконструирован из составляющих его элементов, и установить место этой конструкции (во всем многообразии форм), по выражению В. Н. Беклемишева, «в общей системе многообразия организмов». Для достижения этой общей цели требуется установить, из каких живых единиц и их производных построены объекты (тектологический подход), и выяснить, на основе каких принципов организации они построены (архитектонический подход). Тектология, устанавливающая типы частей объекта и типы связей между ними, предусматривает разработку системы классификаций, в которой бы учитывалось все разнообразие параметров. В соответствии с положениями Ю. А. Урманцева такую систему составляют 3 классификации (самих частей, их числа́, отношений между ними). Кроме того, нужны классификации преобразований (элементарных процессов макроэволюции), основанные на тех же принципах. Другую систему классификаций образуют архитектонические классификации (по конструктивным уровням, степени организованности и по планам строения). Для полноты картины каждый объект с помощью тех же систем классификаций должен быть охарактеризован как элемент системы следующего порядка.

Выступление **Т. В. Гендельс** (БИН) состояло из 2 частей и было посвящено критическому разбору с позиций целостности методов морфолого-анатомического исследования листа, а также изложению результатов изучения листа древесных двудольных.

Эволюционно-морфологические ряды строятся традиционно по отдельным признакам листа: морфологическому типу, нодальным и петиолярным структурам, жилкованию пластинки т. п. Автор предлагает изучать лист как систему. Суть подхода состоит в выявлении рекапитуляций в строении и развитии всех членов листовой серии побега. Особенность подхода — рассмотрение проводящей системы листа как единой структуры начиная от места ее контакта с проводящей системой оси, причем проводящая система листа исследуется не только в плане становления в онтогенезе, но и в плане ее преобразования в филогенезе. Недостаточность знаний о закономерностях морфологической эволюции листа ставит нас перед необходимостью использовать предлагаемый подход при анализе близкородственных групп.

Отдельно реконструируются пути становления и преобразования различных типов листьев древесных двудольных, в том числе на основе взаимодействия акро- и базипетального заложения одноименных частей листа. Как следует из проведенного исследования, типы листьев могут быть сформированы различными путями и на разной основе, так же как их отдельные структуры (например, прилистники).

Последнее заседание Школы было посвящено памяти выдающегося ученого С. В. Мейена — палеоботаника, морфолога-теоретика и эволюциониста.

С. В. Тимонин (МГУ) в своем выступлении остановился на подробно рассмотренном Мейеном в статье 1978 г. «Основные аспекты типологии организмов» глубоком сходстве таксономической и мерономической (гомологизацией) классификаций, на необходимости при гомологизации учитывать объективные возможности и ограничения классификационных процедур, установленные в результате анализа таксономических классификаций. Докладчик также отметил большое значение для эволюционной морфологии выявленных Мейеном (в работе «Принцип исторических реконструкций в бологии», 1984) 3 классов признаков — темпофиксированных, темпосепарированных и темподесинентных, существенно различающихся своим «поведением» во времени и потому по-разному отражающих историю становления тех или иных структур. Была подчеркнута необходимость учитывать в эволюционно-морфологических исследованиях природу признаков и реконструировать эволюцию структур на основе темпофиксированных признаков.

Т. В. Кузнецова (МГУ) в докладе «Принцип сочувствия и проблемы этики в работах С. В. Мейена» рассмотрела некоторые вопросы методологии и этики науки, затронутые им главным образом в статье 1977 г. «Принцип сочувствия». Показано, что высокая компетентность Мейена в сфере научной методологии в немалой степени способствовала оригинальности и глубине его работ в области естественных наук. Как считает Ю. В. Чайковский, «Мейен преподал нам яркий урок активной методологии, т. е. методологии, прямо помогающей строить новую теорию». Вклад же Мейена в этику науки вполне оригинален и заслуживает внимательного изучения. Мейена не интересовали тривиальные положения, к которым нередко пытаются свести этику науки (недопустимость плагиата, подтасовки данных и т. п.); в центре его интересов была так называемая «внутренняя этика» науки, опирающаяся на глубокое понимание природы научного знания. Показано, что господствующие сейчас в сознании большинства естествоиспытателей презентизм и кумулятизм (заложенные, по-видимому, в системе образования) приводят к жесткости и прямолинейности взглядов, к неумению воспринять альтернативную точку зрения и, наконец, к агрессивному поведению в научных дискуссиях. Такая позиция, как правило, не способствует восприятию новизны (так как принципиально новые положения в момент их выдвижения весьма слабо аргументированы и поэтому уязвимы для критики) и ведет к разрушению научного сообщества, лишая тем самым науку основного фактора ее прогрессивного развития — «метаболизма идей» внутри сообщества. Таким образом, «внутренняя этика» науки, по Мейену, представляет собой необходимое условие развития научного знания.

При подведении итогов работы Школы отмечалась плодотворность обсуждений общих морфологических проблем совместно с зоологами, что позволило ботаникам взглянуть на предмет своих исследований более широко (понятие особи). Плодотворным было признано и построение программы Школы — обсуждение одного из основных органов растения (в данном случае корня) с различных морфологических позиций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мейен С. В. Принцип сочувствия // Пути в незнаемое. М.: Сов. писатель, 1977. № 13. С. 401—430. — *Мейен С. В.* Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т 39. № 4. С. 495—508. — *Мейен С. В.* Принцип исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: Наука, 1984. С. 7—32.

Т. В. Кузнецова, Т. Д. Вышенская

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург

Получено 12 VI 1991

К ст. В. Н. Косенко, с. 2

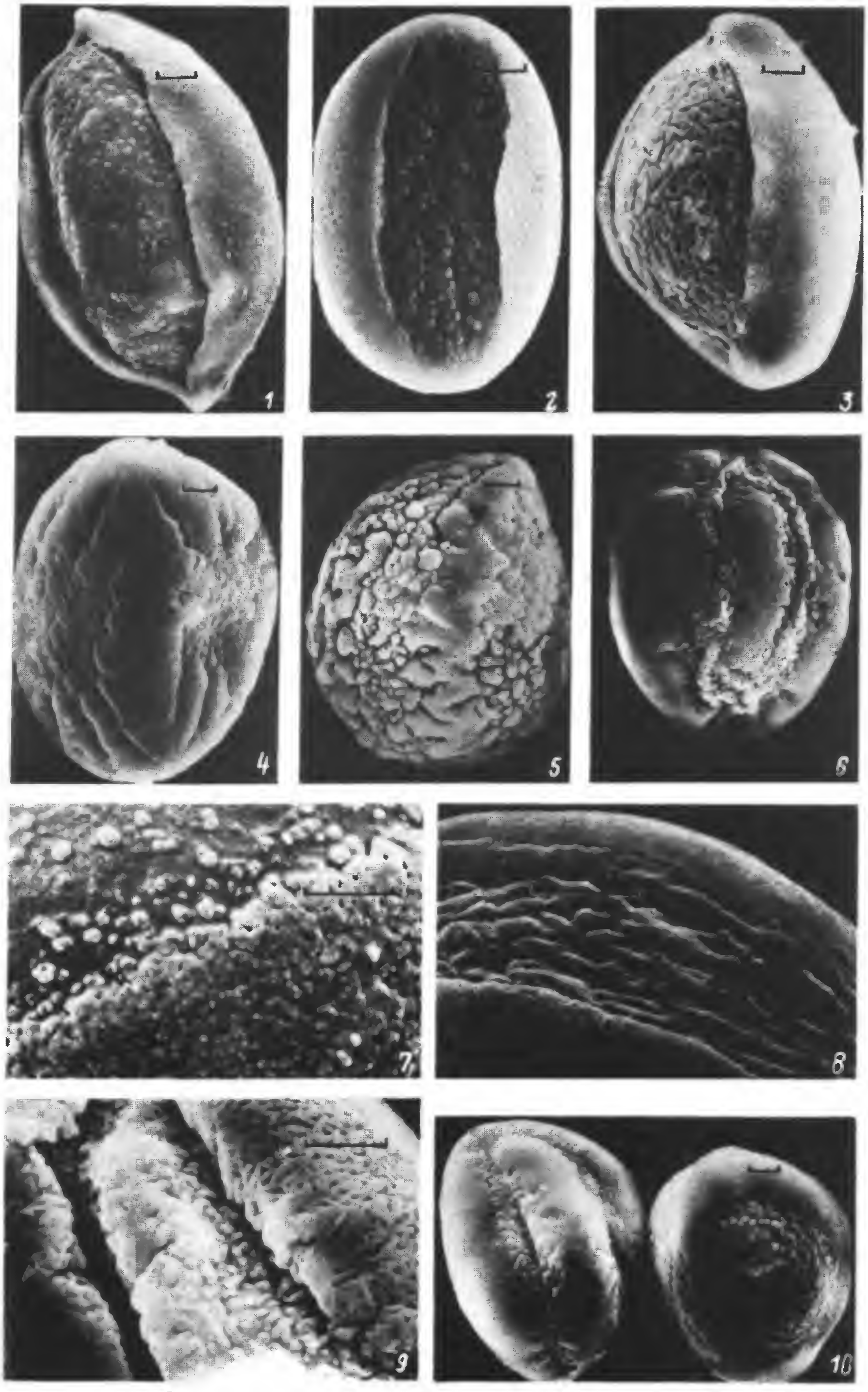


Таблица 1. Пыльцевые зерна представителей сем. *Liliaceae*.

1 — *Fritillaria ruthenica*; *2* — *F. collina*; *3* — *F. sewerzowii*; *4* — *Tulipa julia*; *5* — *T. uzbekistanica*; *6* — *T. micheliana*; *7* — *Gagea bulbifera*; *8* — *F. bucharica*; *9* — *T. biebersteiniana*; *10* — *T. linifolia*. *1*, *2* — 1-бороздные пыльцевые зерна с бугорчатой мембраной; *3* — 1-бороздное пыльцевое зерно со складчато-крупнобугорчатой бороздной мембраной; *4*, *5* — латеральные борозды 3-бороздных пыльцевых зерен; *6* — оперкулум на дистальной борозде 3-бороздного пыльцевого зерна; *7* — рваный бороздный край; *8* — ровный бороздный край и складчато-крупнобугорчатая бороздная мембрана. Масштабная линейка — 5 мкм.

К с. 3

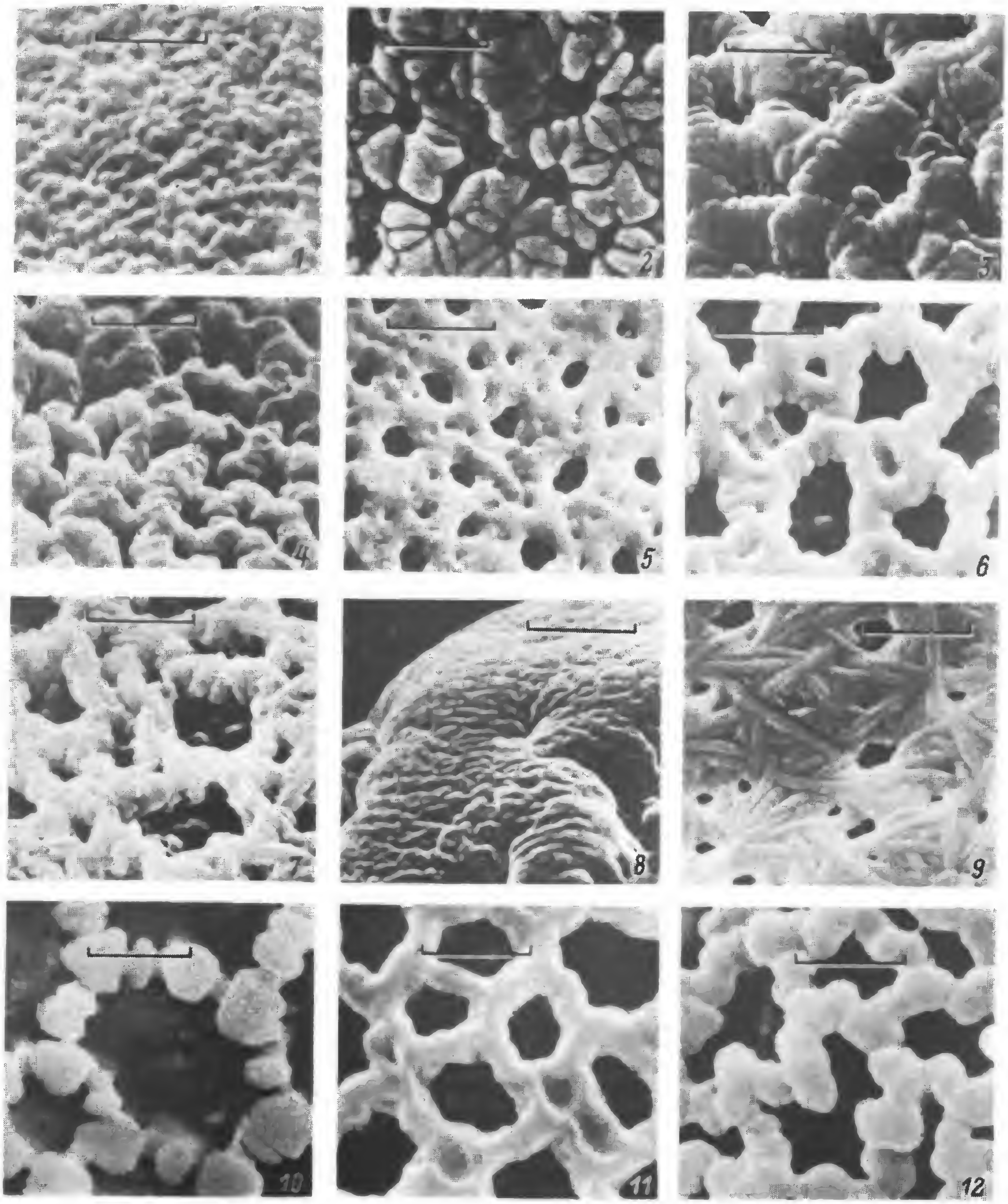


Таблица II. Рисунок поверхности экзины представителей сем. *Liliaceae*.

1 — *Gagea lutea*, мелкобугорчатая экзина; *2* — *G. gymnopoda*, сетчатая экзина с дробными однорядными стенками ячей; *3* — *Lloydia serotina*, мелкосетчатая экзина с дробными многорядными стенками ячей; *4* — *Fritillaria raddeana*, сетчатая экзина с дробными многорядными стенками ячей; *5* — *F. sewerzowii*, мелкосетчатая экзина с простыми стенками ячей; *6* — *F. collina*, сетчатая экзина с простыми стенками ячей и двумя по размеру типами ячей; *7* — *T. heterophylla*, сетчато-переплетенно-струйчатая экзина; *8* — *T. julia*, ямчато-складчатая экзина; *9* — *T. cretica*, мелкосетчато-струйчатая экзина; *10* — *Lilium bakerianum*, крупносетчатая экзина, стенки ячей образованы расставленными округлыми или многоугольными головками столбиков; *11* — *Cardiocrinum cathayanum*, крупносетчатая экзина с простыми стенками ячей; *12* — *Notholirion thomsonianum*, крупносетчатая экзина, стенки ячей образованы прямоугольными плотно прилегающими головками столбиков. Масштабная линейка — 2 мкм.

К ст. О. А. Хведынич, А. А. Подгаецкого, В. С. Резника, с. 51

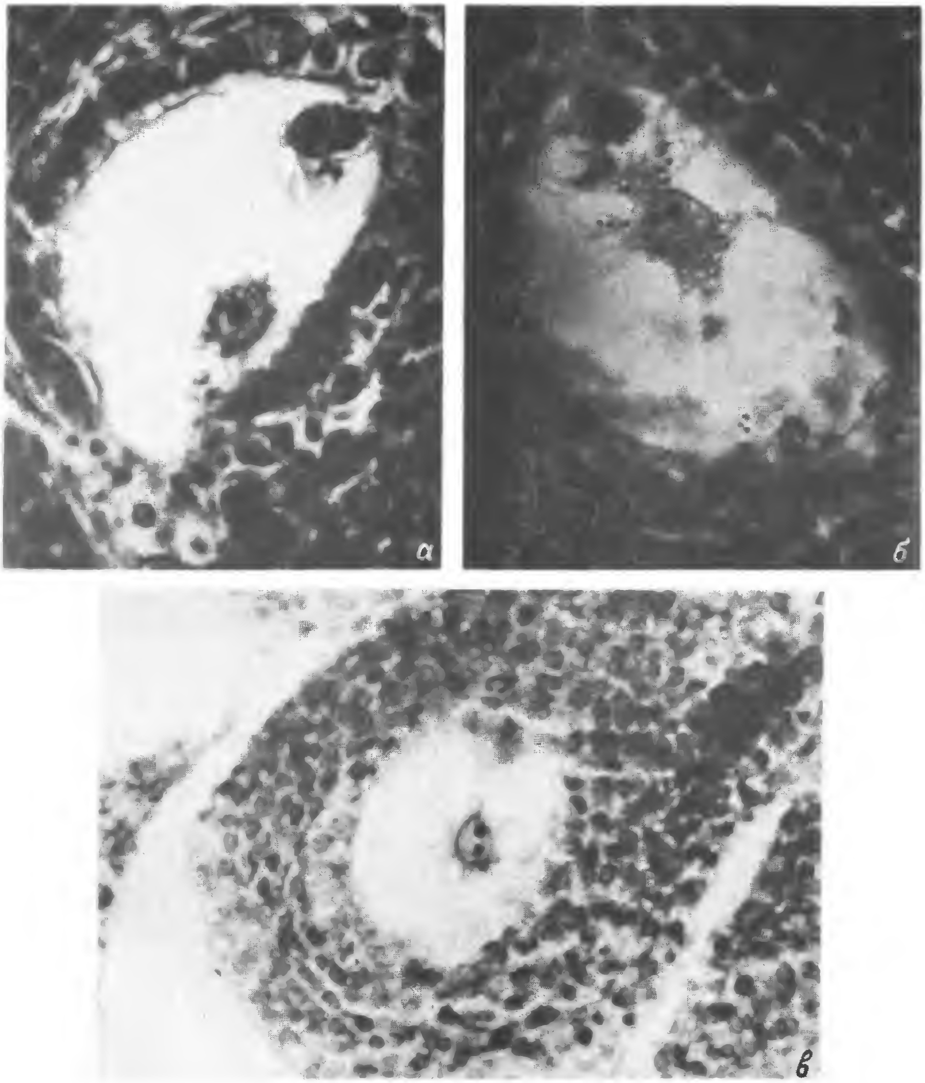


Таблица I. Оплодотворенные зародышевые мешки *Solanum chacoense.* После опыления, ч: *а* — 65, *б* — 68, *в* — 70.

К с. *52*

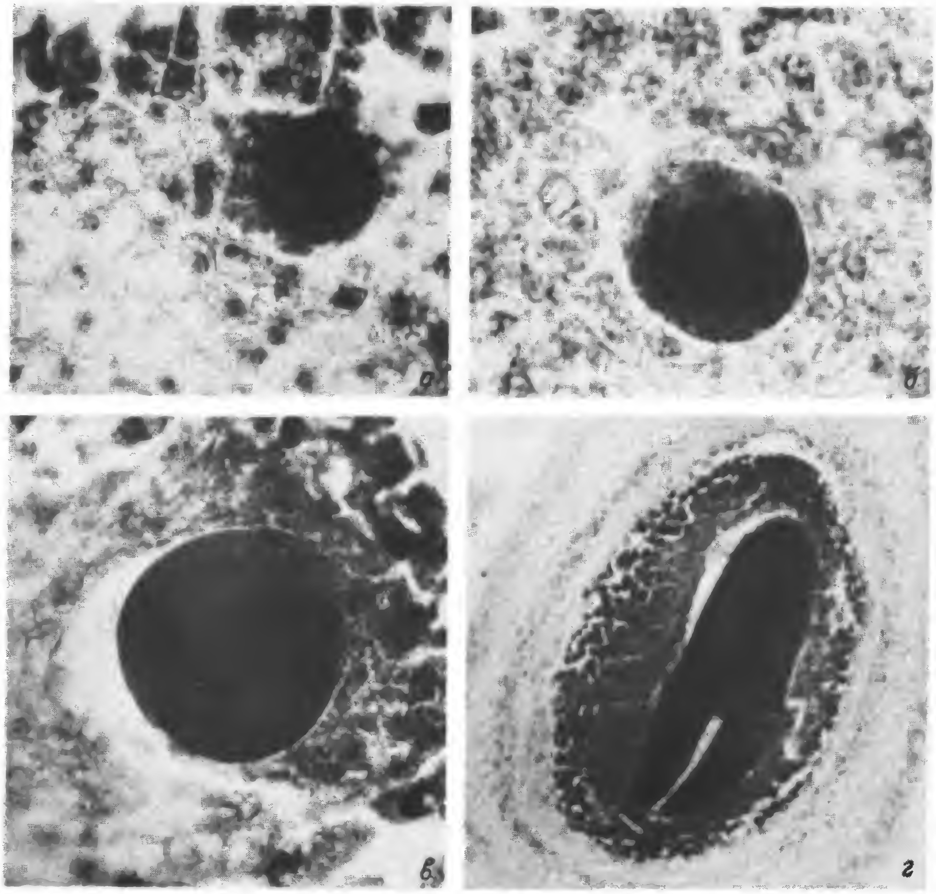


Таблица II. Развитие зародыша *Solanum chacoense*.
После опыления, сут: *а* — 10, *б* — 12, *в* — 17, *г* — 20.

CONTENTS

Page

Kosenko V. N. Pollen morphology and systematic problems of the *Liliaceae* family 1

Elina G. A., Antipin V. K. Endo- and exogenous successions of mire vegetation of the Onega lake basin in Holocene 16

COMMUNICATIONS 31

Salakhova G. B., Ivanova O. G., Tchernov I. A. Embryo, endosperm and seed coat development in *Amaranthus cruentus* (*Amaranthaceae*) under introduction conditions 31

Kulbaeva B. G. Seed anatomy in representatives of the *Saxifragaceae* family 36

Khvedynich O. A., Podgaetsky A. A., Reznik W. S. Fertilization and embryogenesis in *Solanum chacoense* (*Solanaceae*) 49

Shneyer V. S., Kutyavina N. G. On serological similarity of *Hypogomphia turkestana* and members of the subtribe *Lamiinae* (*Lamiaceae*) 54

Sidorsky A. G. Adaptive potentialities of sex differentiation process in *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) 60

Kuvajev W. B., Khokhrjakov A. P. Flora of the eastern part of the Kolyma upland 72

Malenina M. O., Berkutenko A. N. Flora and vegetation of the Zavjalov island (the Sea of Okhotsk) 86

Blagoveschenskiy I. V. Characteristics of microcoenotic structure of plant communities in sphagnum mires of the Ulianovsk region 94

Andriyenko T. L., Melnik V. I., Yakushina L. A. Distribution and structure of *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) coenopopulations in Ukraine 101

FLORISTIC FINDINGS 108

Zhurbenko M. P. The new and rare species of lichens from the north-western part of the Putorana plateau 108

Andreev M. P., Myrzakulova Z. S. Species of the families *Lecideaceae* and *Lecanoraceae* (*Lichenes*) from the Southern Altai (the Eastern Kazakhstan) 114

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 119

Lyubarsky E. L., Nikolayeva K. V., Shalandina V. T. Vladimir Isaakovich Baranov (to the centenary from his birth) 119

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 124

Zlobin Yu. A. *V. V. Krichfalushy, V. I. Komendar.* Bioecology of rare species (as examplified by ephemeroids of the Carpathians). 1990 124

CHRONICLE 127

Czitanava S. M., Tkachenko K. G., Roskov Yu. R. The first all-union young botanist conference «Problems of floristics and systematics of Caucasian plants» 127

Kuznetsova T. V., Vishenskaya T. D. The VI-th All-Union school of theoretical plant morphology (Kaluga, 1990) 129

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы и вопросы систематики семейства *Liliaceae* 1
Елина Г. А., Антипин В. К. Эндо- и экзогенные сукцессии растительности болот бассейна Онежского озера в голоцене 16

СООБЩЕНИЯ 31

Салахова Г. Б., Иванова О. Г., Чернов И. А. Развитие зародыша, эндосперма и семенной кожуры у *Amaranthus cruentus* (*Amaranthaceae*) в условиях интродукции 31
Кульбаева Б. Ж. Анатомия семян представителей семейства *Saxifragaceae* 36
Хведынич О. А., Подгаецкий А. А., Резник В. С. Оплодотворение и эмбриогенез у *Solanum chacoense* (*Solanaceae*) 49
Шнеер В. С., Кутявина Н. Г. О серологическом сходстве *Hypogomphia turkestana* и членов подтрибы *Lamiinae* (*Lamiaceae*) 54
Сидорский А. Г. Адаптационные возможности процесса половой дифференциации *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) 60
Куваев В. Б., Хохряков А. П. Флора восточной части Колымского нагорья 72
Маленина М. О., Беркутенко А. Н. Флора и растительность острова Завьялова (Охотское море) 86
Благовещенский И. В. Особенности микроценотической структуры растительных сообществ сфагновых болот Ульяновской области 94
Андриенко Т. Л., Мельник В. И., Якушина Л. А. Распространение и структура ценопопуляций *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) на Украине 101

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 108

Журбенко М. П. Новые и редкие виды лишайников с северо-запада плато Путорана . . 108
Андреев М. П., Мырзакулова З. С. Виды семейств *Lecideaceae* и *Lecanoraceae* (*Lichenes*) Южного Алтая (Восточный Казахстан) 114

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 119

Любарский Е. Л., Николаева К. В., Шаландина В. Т. Владимир Исаакович Баранов (к 100-летию со дня рождения) 119

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 124

Злобин Ю. А. *В. В. Кричфалуший, В. И. Комендар.* Биоэкология редких видов растений (на примере эфемероидов Карпат). 1990 124

ХРОНИКА 127

Читанава С. М., Ткаченко К. Г., Росков Ю. Р. Первая всесоюзная молодежная конференция ботаников «Проблемы флористики и систематики растений Кавказа» 127
Кузнецова Т. В., Вышенская Т. Д. VI Всесоюзная школа теоретической морфологии растений (Калуга, 1990) 129

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1992. Т. 77. № 3. 1—136.